ZUR KENNTNIS DER LARVENENTWICKLUNG

VON

ECHINUS MICROTUBERCULATUS

INAUGURAL-DISSERTATION

VERFASST UND DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

KGL. BAYER. JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT

AM 18. JULI 1903

VON

HERMANN SCHMIDT
AUS KROSSEN a. ODER.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

WÜRZBURG.

A. STUBER'S VERLAG (C. KABITZSCH).

1904.

Zur Kenntnis der Larvenentwickelung von Echinus microtuberculatus.

Von

Hermann Schmidt.

Die erste Entwickelung der Echiniden bis zum Stadium des jungen Pluteus ist zwar vielfach studiert und in den Hauptpunkten ausreichend beschrieben worden. Allein eine kontinuierliche Serie der aufeinanderfolgenden Zustände mit genauen Zeit- und Grössenangaben ist bis jetzt nicht veröffentlicht worden. Das Bedürfnis nach einer so genauen und detaillierten Kenntnis der Entwickelung gerade bei Echiniden ist unzweifelhaft vorhanden. Der Echinidenkeim ist durch die Versuche von *Driesch*, *Herbst, Morgan* u. a. eines der Hauptobjekte der Entwickelungsphysiologie geworden und es ist klar, dass die Deutung der durch experimentelle Eingriffe hervorgerufenen Abänderung der Entwickelung um so sicherer sein wird, je genauer das normale Geschehen bekannt ist. Schon mehrfach, so speziell von *Driesch,* ist bei verschiedenen Gelegenheiten auf Unvollkommenheiten und Lücken hingewiesen worden, welche in unserer Kenntnis der normalen Entwickelung vorhanden sind.

Von dieser Erwägung ausgehend, gab mir mein verehrter Lehrer Herr Prof. *Boveri* die Anregung zu vorliegender Arbeit, unterzog sich der mühevollen Beschaffung des geeigneten Materials und unterstützte mich bei der Bearbeitung mit Rat und That in liebenswürdigster Weise, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Material und Bearbeitung.

Da für die meisten Experimentaluntersuchungen von den drei am Mittelmeer reichlich zur Verfügung stehenden Seeigeln Echinus microtuberculatus weitaus der günstigste ist, wurde dieser zum Studium gewählt. Das Ideal wäre, wenn gleichzeitig von den gleichen Eltertieren einerseits eine kontinuierliche Serie lebender Keime studiert und gezeichnet werden könnte, andererseits eine entsprechende Reihe zu Dauerpräparaten verarbeitet würde. Nach Lage der Verhältnisse war dies ausgeschlossen. Meine Untersuchungen beziehen sich ausschliesslich auf konserviertes Material. Sie sind daher naturgemäss unvollkommen, enthalten vor allem, da die Konservierung mit Pikrinessigsäure vorgenommen wurde, nichts über die Entwickelung des Skeletts und über die Pigmentverhältnisse und geben vielleicht auch die Form der Larven nicht immer völlig naturgetreu wieder. Dagegen lehren sie mit voller Exaktheit die zeitlichen Verhältnisse der einzelnen Entwickelungsprozesse kennen und geben, da die Konservierung und Weiterbehandlung bei allen Objekten die gleiche ist, im wesentlichen richtige Auskunft über die relativen Grössenverhältnisse. Überdies sind manche Verhältnisse an den konservierten und gefärbten Objekten, speziell an Schnitten, deutlicher zu verfolgen als im Leben. Dies gilt besonders für die Zellteilungen, deren Verhältnis zum Wachstum des Keimes und zum Eintritt der einzelnen Differenzierungen nur an konservierten Objekten verfolgbar ist.

Das mir zur Verfügung stehende Material wurde von Herrn Prof. *Boveri* gelegentlich eines Aufenthaltes in Neapel in der Weise gewonnen, dass aus den von einem einzigen Elternpaar stammenden Kulturen von der zehnten Stunde an alle 20 Minuten eine grössere Portion Larven fortgesetzt bis zur 46. Stunde nach der Befruchtung konserviert wurden. Um diese mühevolle Prozedur in möglichst kurzer Zeit erledigen zu können, benutzte er folgende Methode. Von den beiden gewählten Tieren wurden Eier und Sperma gesondert aufbewahrt. Das Sperma wurde ohne jeden Wasserzusatz in ein kleines Glasschälchen gebracht und hielt sich, gut bedeckt, in diesem Zustand 28 Stunden lang befruchtungskräftig. Die Eier kamen in neun gleiche, ziemlich grosse Schalen, so dass sie nirgends übereinander lagen. Die Schalen waren mit sterilisiertem Seewasser gefüllt. Alle Gefässe wurden in gleicher Temperatur (circa 17° C) gehalten. Mit diesem Vorrat wurden im ganzen neun Befruchtungen ausgeführt und zwar in

folgenden Etappen. Die ersten drei Befruchtungen wurden vorgenommen am ersten Tag um 7, 9, 11 Uhr abends, die folgenden drei Befruchtungen am zweiten Tage um 7, 9, 11 Uhr vorm., die letzten drei am zweiten Tage um 7, 9, 11 Uhr abends. Am Morgen des dritten Tages um 9 Uhr vorm. waren die Larven in den neun Zuchten verschieden alt. Die drei Zuchten der ersten Befruchtungsetappe waren 38, 36, 34 Stunden, die der zweiten 26, 24, 22 Stunden, die der letzten 14, 12, 10 Stunden alt. Es wurden nun von 9—11 Uhr vorm. alle 20 Minuten den einzelnen Zuchten Embryonen zur Fixation entnommen und auf diese Weise während zwei Stunden fixiert: die 34.—40., die 22.—28., die 10.—16. Stunde. In gleicher Weise wurde um 3 Uhr nachm. des dritten Tages verfahren, zu welcher Zeit die Zuchten sechs Stunden älter geworden waren, und es wurden so von 3—5 Uhr nachm. fixiert: die 40.—46., die 28.—34., die 16.—22. Stunde. Über diese Verhältnisse giebt am besten beistehende Tabelle Auskunft.

	III. Tag Larvenalter um 9 Uhr V. Stdn.	Es wurde fixiert von 9 bis 11 Uhr Vorm. Stunden	III. Tag Larvenalter um 3 Uhr N. Stdn.	Es wurde fixiert von 3 bis bis 5 Uhr Nachm. Stunden	Fixiert wurde im ganzen Stunden
I. Tag					
1. Befruchtung 7 Uhr Nachm.	38	38.—40.	44	44.—46.	34.—46.
2. „ 9 „ „	36	36.—38.	42	42.—44.	
3. „ 11 „ „	34	34.—36.	40	40.—42.	
II. Tag					
4. Befruchtung 7 Uhr Vorm.	26	26.—28.	32	32.—34.	22.—34.
5. „ 9 „ „	24	24.—26.	30	30.—32.	
6. „ 11 „ „	22	22.—24.	28	28.—30.	
II Tag					
7. Befruchtung 7 Uhr Nachm.	14	14.—16.	20	20.—22.	10.—22.
8. „ 9 „ „	12	12.—14.	18	18.—20.	
9. „ 11 „ „	10	10.—12.	16	16.—18.	

In der beschriebenen Weise konnte in zweimal zwei Stunden eine Reihe aufeinander folgender Stadien fixiert werden, welche den Vorgang der Entwickelung von der 10. bis zur 46. Stunde nach der Befruchtung darstellen. Obwohl das Material aus neun zu ver-

schiedener Zeit vorgenommenen Befruchtungen stammt, fügen sich die einzelnen Stadien, wie wir bald sehen werden, lückenlos präzis aneinander an, ein Beweis für die völlig gleichmässige Entwickelung und für die gute Beschaffenheit des Materiales. Weder die Eier, noch das Sperma hatten durch das Stehen vor der Befruchtung in nennenswerter Weise gelitten; nur kamen in den späteren Zuchten in erheblich grösserem Prozentsatz Mehrfachbefruchtungen vor.

Im ganzen wurden also 105 Entwickelungsstadien bearbeitet. Die einzelnen Stadien wurden in kleinen Tuben mit Pikrinessigsäure fixiert und danach mehrmals mit 70 % Alkohol ausgewaschen, bis dieser farblos blieb. Bei dem Transport von Neapel nach Würzburg war nun leider der Inhalt einiger Tuben teilweise ausgelaufen und mit anderen zusammengeflossen. Die Folge dieses Unglücks war, dass von einigen Stadien wenig oder gar nichts übrig blieb. Wenn nun auch dadurch ein Teil der Larven beim Studium ausfallen musste, beziehungsweise einzelne Stadien übersprungen werden mussten, so hat dieser Ausfall kaum eine Bedeutung, soweit Formveränderungen in Betracht kommen; nur hinsichtlich der Kernteilungsperioden ist gelegentlich eine Lücke wahrnehmbar und bedauerlich.

Zur Färbung der Embryonen wurde *Mayers* Parakarmin und *Grenachers* Boraxkarmin verwendet. Die Keime wurden in Alkoh. absol. + Nelkenöl (9:1) übertragen, der Alkohol abgedunstet, die Larven durch feinste Glasfäden vor dem Druck extra dünner Deckgläschen geschützt, um bequem mit der Immersion beikommen zu können.

Gewisse Schwierigkeiten bot die Differenzierung mit schwach saurem Alkohol (70 % Alk. + HCl — 100:0,5). Es war nicht möglich, die Behandlung der verschieden alten Larven nach gleichem Rezept vorzunehmen. Vielmehr musste immer der richtige Zeitpunkt beendeter Differenzierung unter dem Mikroskop kontrolliert und abgepasst werden. Dies gilt besonders für Parakarmin, während Boraxkarmin gleichmässiger wirkt. Doch liefert Parakarmin, wo die Färbung richtig gelungen ist, entschieden klarere Bilder. Erwähnenswert ist noch, dass die jüngeren Stadien etwa bis zur Bildung des primären Mesenchyms nicht so klar sind, als die späteren und letzten Stadien. Dies liegt teils in der geringeren Färbbarkeit der Kerne, zum grösseren Teil aber in der Plasmabeschaffenheit begründet, auf die ich noch an anderer Stelle zu sprechen komme.

Ausser den Totalpräparaten wurden noch von einzelnen Stadien Paraffinserienschnitte angefertigt. Die Richtung des Schnittes muss

natürlich dem Zufall überlassen werden, weshalb zur Herstellung guter Präparate immer eine grössere Anzahl Embryonen notwendig ist.

Verlauf der Entwickelung.

Das vorliegende Material umfasst die Entwickelung des Keimes von der ausgebildeten Blastula vor der Bildung des primären Mesenchyms bis zum Pluteus mit seinen Armen und vergrösserter linker Vasoperitonealblase. Bemerkenswert ist der ausserordentlich gleichmässige Verlauf der Entwickelung. Die einzelnen Embryonen des gleichen Konservierungsmoments sind fast durchgängig völlig gleichartig gebildet. Alle 105 Etappen stellen in ihrer Gesamtheit eine ganz kontinuierliche Reihe dar. Abnormitäten kamen äusserst selten, in den späteren Stadien (also aus früheren Befruchtungen stammend) fast nie zu Gesicht. Es wurden nur vereinzelt Blastulae mit pathologischem Mesenchym und zwerghafte Plutei beobachtet. Daraus ergiebt sich wohl am besten der Beweis für einen normalen Entwickelungsverlauf, ein Zeugnis für die einwandsfreie Beschaffenheit des Materials.

Wie bekannt, vollzieht sich bei Echinus microtuberculatus die Entwickelung sehr rasch. Während nach *Morgan* (17) bei Sphärechinus der Urdarm die gegenüberliegende Wandung, eine verdickte Ektodermstelle, nach 47 Stunden erreicht und erst die Larve von 72 Stunden wohl entwickelte Arme besitzt, ist ersterer Zustand an unseren Echinuslarven bereits mit 36 Stunden, letzterer mit 41 Stunden erreicht. Allerdings ist, wie schon *Metschnikoff* (16) festgestellt hat, die Schnelligkeit der Entwickelung in hohem Masse von äusseren Umständen, namentlich von der Temperatur abhängig. Diese Erfahrung kann ich auch bestätigen. Die Neapeler Larven befanden sich in einer Durchschnittszimmertemperatur von etwa konstant 17 ^{0} C im April. In diesem Jahre (1903) hatte Herr *Zarnik* die Freundlichkeit, mir in Triest Material der ersten zehn mir fehlenden Entwickelungsstunden von Echinus microtub. zu konservieren. Leider schlossen diese Larven durchaus nicht an die aus Neapel in ihrer Entwickelung an, sondern waren mit zehn Stunden noch weit hinter unseren zurück. Jedenfalls ist die Ursache in der niederen Zimmertemperatur zu suchen, die zur Zeit der Materialgewinnung im April 1903 in Triest nur 10—12 ^{0} C betrug (vgl. auch die Angaben über Neapeler und Triester Temperaturverhältnisse, die *Herbst* (10) gelegentlich der Züchtung von Kaliumlarven gemacht hat).

Bei der Betrachtung des vorliegenden Materiales behalten wir aus praktischen Gründen die Einteilung: Blastula-Gastrula-Pluteus bei und besprechen die während jeder der drei Etappen auftretenden Erscheinungen zusammen mit den Form- und Grösseveränderungen. Dabei werden wir jedoch stellenweise von einer streng chronologischen Darstellung abgehen müssen, da die einzelnen Entwickelungsvorgänge vielfach ineinander greifen.

Über den zeitlichen Verlauf der Entwickelung mögen zunächst folgende Daten Auskunft geben. Die erste Erscheinung, die uns im Blastulastadium entgegentritt, ist die Ausbildung des primären Mesenchyms. Die Vorbereitung dieses Prozesses nimmt etwa zwei Stunden (13., 14. Stunde), der Vorgang der Auswanderung der Mesenchymzellen ebenfalls zwei Stunden (15., 16. Stunde) in Anspruch. Es erfolgt dann die Ordnung der ausgewanderten Zellen zu der charakteristischen Mesenchymfigur während der Stunden 17—22. Noch während des Blastulastadiums bildet sich am animalen Pol eine Platte verdickter Blastodermzellen, das „Akron" *Zieglers* (22).

Am Ende des Blastulastadiums entsteht am vegetativen Pol eine spezifisch differenzierte Platte, die wir vorläufig in Anlehnung an die Angaben einiger Autoren als „Entodermplatte" bezeichnen wollen (19. Stunde). Sehr bald wird diese Platte mit der 20. Stunde invaginiert. Zwei Stunden später ist bereits ein wohl entwickelter Urdarm vorhanden. Während der folgenden Stunden, 22.—26. Stunde, vollzieht sich die Bildung und Auswanderung des sekundären Mesenchyms. Gleichzeitig streckt sich der Urdarm immer mehr in bestimmter Richtung und wendet sich in der 28.—32. Stunde nach der entgegengesetzten Seite. Am Ende der Gastrulaperiode treten wesentliche Form- und Grössenveränderungen auf, die bereits zum Pluteus überleiten. Auch bildet sich die erste Andeutung der Mundanlage aus (30. Stunde) und die Anschwellung des blinden Urdarmendes zur Bildung der späteren Vasoperitonealblasen (33. Stunde).

Das Pluteusstadium wird eingeleitet durch die erste Anlage der Wimperschnur mit 34 Stunden. Mit 36 Stunden ist der Pluteus schon deutlich ausgeprägt. Auch schnüren sich nun die Vasoperitonealsäcke ab. Die 38. Stunde zeigt schon den dreigliederigen Darm. Erst nach 41 Stunden entsteht die Mundöffnung der Larve. Der Rest der Zeit bis zur 45. Stunde wird eingenommen von der Ausbildung der Larve zur typischen langgestreckten Pluteusform, Vergrösserung der Larve und Auswachsen der Arme.

Von der Skelettbildung muss in dieser Abhandlung abgesehen werden, da, wie oben erwähnt, Pikrinessigsäure zur Fixation in Verwendung kam und die Skelette auflöste.

Den Schluss unserer Betrachtungen bildet eine Beschreibung der Kernverhältnisse in den successiven Keimstadien.

A. Das Blastulastadium.

Das Blastulastadium zeigt uns in seinem Verlauf eine Reihe von Prozessen, wie die Vorbereitungen zur Bildung des primären Mesenchyms, die Auswanderung, die Ordnung der Mesenchymzellen, die Anlage des Akrons, — und kann als beendet betrachtet werden, wenn die ersten Vorbereitungen zur Gastrulation auftreten, d. h. etwa mit der 19. Stunde.

I. Die Ausbildung der Blastula.

Wir gehen aus von der Beschreibung der typisch ausgebildeten noch wenig differenzierten, 10 Stunden alten Blastula. Ihre äussere Gestalt ist rundlich, annähernd die einer Kugel. Die Längsachse scheint allerdings stets ein wenig länger zu sein als ein äquatorialer Durchmesser. Im optischen Schnitt erscheint die Aussenfläche der Keimblase gleichmässig abgerundet und grenzt sich nach aussen mit einer scharfen Linie ab, welche die Blastula wie eine feinste Kutikula überzieht, eine Erscheinung, die auch im weiteren Verlauf der Entwickelung persistiert (Abb. $10.^{20}$a)[1]).

Betrachten wir die Wandung des Keimes, so zeigt sie sich bestehend aus polygonalen Zellen. Ihre Kerne haben beträchtliche Grösse, sind nur durch wenig fein granuliertes Protoplasma von einander geschieden und weisen hinsichtlich ihrer Grösse Differenzen auf entsprechend ihrem Entwickelungszustand.

Wir studieren nun die Blastula in optischen Schnitten. Ihre Wand wird aus Cylinderzellen gebildet, deren Höhe an dem einen Pol fast doppelt so hoch ist als am anderen. In der Äquatorialzone gehen die beiden Bereiche kontinuierlich ineinander über. Da aus der verdickten Hemisphäre später die vegetativen Organe hervorgehen, können wir schon jetzt genau die vegetative von der animalen Hälfte unterscheiden. In der Furchungshöhle liegt eine struk-

---

1) Die Zeichnungen sind nummeriert nach dem Zeitpunkt der Fixierung des Objektes, und es bedeutet demnach 10^{20} die Abbildung einer Larve von 10 Stunden 20 Minuten, 13^{00} einer solchen von 13 Stunden u. s. f.

turlose homogene Masse, der Gallertkern. Das geräumige Blastocöl wird begrenzt von kleinen flachen Vorwölbungen der einzelnen Blastodermzellen und stellenweise von kleinen Gruben im Blastoderm, auf deren Bedeutung ich gleich zurückkomme. Wie sich am besten auf Paraffinschnitten zeigt (Abb. 10^{20}b), variieren die Kerne im vegetativen Keimbereich einigermassen in Form und Lagerung. Die Zellen des vegetativen Poles sind stark verlängert und ihre Kerne liegen nicht streng einschichtig. Zellen, die in Teilung begriffen oder soeben geteilt sind, sind nach der Peripherie zurückgezogen; sie werden nach der Furchungshöhle zu überragt von den langen zylindrischen Nachbarzellen, wodurch dann die oben erwähnten Gruben entstehen.

Über die Bedeutung solcher Gruben wurde früher lebhaft gestritten. *Selenka* (20) hatte geglaubt, in zwei solchen eben geteilten Zellen zwei spezifische „Urzellen des Mesenchyms“ erkennen zu müssen. Dem gegenüber machte *Metschnikoff* (16) darauf aufmerksam, dass es sich nur um gewöhnliche Tochterzellen handele und dass das Mesenchym aus einer besonderen Zellplatte durch Auswanderung hervorgehe. *Korschelt* (14) hat die Richtigkeit dieser Angaben für Strongylocentrotus über jeden Zweifel sicher gestellt. Demgemäss begegnet man solchen rundlichen Doppelzellen an allen Teilen des Keimes, nicht nur, wie *Selenka* angab, am vegetativen Pol. Die Blastodermzellen, die zur Teilung schreiten, runden sich kugelig ab, und indem sie dabei ihren Zusammenhang mit der äusseren Oberfläche des Blastoderms beibehalten, müssen sie notwendig kürzer werden als die zylindrischen Nachbarzellen, und es müssen jene Gruben entstehen, die nach vollzogener Teilung alsbald wieder verschwinden, indem die zunächst gleichfalls kugeligen Tochterzellen zur Zylinderform zurückkehren.

II. Die Bildung des primären Mesenchyms.

In der Blastulawand trifft man unregelmässig zerstreut bald mehr, bald weniger zahlreich Kernteilungen aller Stadien. Nach meinen Beobachtungen an vielen Keimen scheint mir jedoch im allgemeinen die vegetative Keimhälfte etwas bevorzugt zu sein, wenn es auch kaum möglich ist, hierüber eine ganz bestimmte Aussage zu machen. Hand in Hand mit diesen Teilungen geht eine unbedeutende Grössenzunahme des Keimes und eine allerdings geringe Verdünnung der Keimwandung. Solche Veränderungen führen unmerklich hinüber zur Mesenchymbildung.

Die ersten Vorbereitungen zu diesem Vorgang fallen in die 13. Stunde. Am vegetativen Pol nimmt die Dicke der Wandung allmählich zu, dieser Bereich grenzt sich von der übrigen Keimwand etwas ab, und es ragt mit 14 Stunden (Abb. 14^{00} a und b) bereits eine besondere Zellplatte mit buckligen Emergenzen in die Furchungshöhle. Es ist dies die „Platte des primären Mesenchyms". Nach *Herbst* (12) geht aus einer solchen Platte zuerst das Mesenchym hervor. Später soll sie ohne namhafte Beteiligung von Kernfiguren (*Morgan*) einfach durch Volumenzunahme während der Invagination dem Urdarm den Ursprung geben. Wir werden später sehen, wie weit diese Behauptung gerechtfertigt ist, und analysieren zunächst die Platte mit ihren Kernen am Paraffinschnitt (Abb. 13^{00}). Man sieht hohe, lang gestreckte, zylindrische Zellen, deren Kerne in ungleicher Höhe liegen. Die Zellen sind dicht aneinander gelagert und häufig durch gegenseitigen Druck in Keilform übergeführt mit langem, fein auslaufenden Fortsatz, der bei einigen noch die ganze Dicke des Blastoderms, bei anderen nur noch die Hälfte der Wand durchsetzt. An solchen Stellen liegen die Zellen bereits in zwei Reihen, einer inneren und einer äusseren, die mit ihren keilartigen Fortsätzen ineinander greifen. Die Grösse der Zellkerne variiert. — Allmählich kommen die Zellen in drei Reihen übereinander zu liegen. Einzelne Zellen ragen bereits halbkugelig ins Blastocöl (Abb. 14^{00} a und b). Auch kommen gelegentlich in der Platte selbst Teilungen vor (Abb. 14^{00}b, 14^{40}a). Mit der 15. Stunde ist die Platte so weit in die Furchungshöhle gerückt, dass ihre Elemente hier bereits als Haufen aneinander liegender Zellen erscheinen. Von der Peripherie her schlüpfen noch Zellen aus dem Epithelverband; in den mittleren Lagen der Platte nehmen sie infolge allseitiger Umlagerung von seiten der Nachbarzellen eine mehr polygonale Gestalt an, in der die Furchungshöhle begrenzenden Schicht nähern sie sich bereits der Kugelform (Abb. 14^{40}b). Indem nun der Zellhaufen sich immer weiter ins Blastocöl erhebt, wird mit der 16. Stunde die Mesenchymbildung beendigt. Es liegt nunmehr ein Haufen lose zusammenhängender kugeliger Zellen unter dem vegetativen Pol (Abb. 15^{40} a und b). Die Blastulawand hat hier zwar noch eine ansehnliche Dicke behalten, jedoch liegen ihre Kerne nicht sehr dicht. Erst allmählich nehmen die Kerne wieder eine einschichtige Lagerung an, wobei Kernteilungen nicht häufiger vorkommen als an anderen Teilen des Keimes.

Ob zur Bildung des primären Mesenchyms die ganze Mesen-

chymplatte verwendet und der Schluss des Blastoderms am vegetativen Pol durch Nachrücken höher gelegener Zellen bewirkt wird, oder ob vielleicht eine Schicht peripherer Zellen der Platte der Blastulawand erhalten bleibt, lässt sich an meinem Material nicht entscheiden und dürfte bei Echinus wohl auch im Leben sehr schwer festzustellen sein. Nach den Erfahrungen *Boveris* bei Strongylocentrotus erscheint die erstere Alternative wahrscheinlicher.

Gelegentlich wollte es bei seitlicher Ansicht der Larven scheinen, als bestände der Haufen der Mesenchymzellen aus zwei Teilen, die durch eine seichte Grube geschieden wären. Es handelt sich hier wohl um die Erscheinung, die *Selenka* als Bildung von zwei Mesenchymbändern auffasste, und die schon zu dieser Zeit dem Keim eine bilaterale Symmetrie aufprägen sollte. Davon ist aber bei Untersuchung der Larven in polarer Ansicht nichts zu konstatieren. Vielmehr erscheint das Mesenchym als annähernd runder Zellhaufen, und der optische Querschnitt der Larven zeigt in der Form und in der Dicke ihrer Wandung noch keine bilaterale Anordnung (Abb. 15^{40}b).

Bald ändern sich aber die Verhältnisse mit dem Beginn der „Ordnung der Mesenchymzellen". Dieser Vorgang ist zuerst von *Driesch* (5) ausführlich beschrieben worden und meine Beobachtungen können seine Angaben völlig bestätigen. Der Prozess wird eingeleitet dadurch, dass die einzelnen Mesenchymzellen weiter voneinander rücken und sich unter dem vegetativen Pol ausbreiten (Abb. 16^{20} a und b). Allmählich zerstreuen sie sich und nehmen etwa ein Viertel der Oberfläche der Blastulawand ein, der sie stets genähert bleiben. Die Gestalt der Zellen ist rundlich bis oval, ihre Grösse ansehnlich, ihr Kern liegt meist etwas exzentrisch. Pseudopodienartige Fortsätze konnten nicht beobachtet werden. Teilungen an den Mesenchymzellen kommen nur zeitweise (16.—18. Stunde) und in geringer Zahl vor. Damit bestätigt sich die Annahme von *Korschelt* und *Driesch*, dass die Zahl der eingewanderten Zellen nur wenig durch Teilungen eine Vermehrung erfahren könne. Allmählich rücken die Mesenchymzellen immer weiter vom Ort ihrer Entstehung, dem vegetativen Pol, ab. Dabei zeigt sich bald das Bestreben der Zellen, sich in kleinen Gruppen und zwar etwas zahlreicher an zwei gegenüberliegenden Seiten der Blastulawand anzuordnen. Schliesslich liegen nur noch einzelne Zellen am vegetativen Pol (Abb. 19^{40}b), und auch diese wandern bald mehr in die Peripherie.

Während dieser Vorgänge hat auch der Äquatorialschnitt der Wandung gewisse Veränderungen erfahren. Man sieht schon in der

19. Stunde (Abb. 18^{00}b) deutlich zwei gegenüberliegende Wandverdickungen, welche auf der einen Seite einen kleineren, auf der anderen Seite einen grösseren Teil dünnerer Keimwand zwischen sich nehmen. An den Verdickungen häufen sich die Mesenchymzellen besonders an, und wenn wir nun ein wenig später die Blastula von der Seite betrachten (Abb. 19^{00}), so stellen sich uns diese Anhäufungen als zwei sphärische Dreiecke dar, die mit ihrer Spitze dem animalen Pol zugekehrt sind und mit ihrer Basis einem Ring von Mesenchymzellen aufsitzen (siehe auch Abb. 19^{40}a). Mit 21 Stunden ist die Ordnung des Mesenchyms bis auf einige Zellen beinahe vollendet in der Weise, dass beiderseits ein Zellendreieck gelagert ist, welche beide unter sich entsprechend der Lage der lateralen Wandverdickungen auf der einen Seite durch einen kleinen, auf der anderen durch einen grösseren Zellenbügel verbunden sind (Abb. 21^{00}c). Die Spitzen der Dreiecke reichen fast bis an den Äquator der Blastula (Abb. 22^{00}).

Die Zahl der Mesenchymzellen beträgt zu dieser Zeit 55—60, wie es bereits *Driesch*, *Morgan* und *Boveri* gefunden haben.

Die oben erwähnten lateralen Wandverdickungen wurden zuerst von *Boveri* bei Echinus beobachtet. Die Zeichnungen, die mir Herr Prof. *Boveri* gütigst zur Verfügung stellte, sind nach dem Leben angefertigt und geben zu meinen Figuren nach dem konservierten Material eine gute Ergänzung (Textfigur I a, b, c). Die Larven gehören ungefähr der 24. Stunde an und zeigen sehr schön die besprochene Ausbildung des Keimes nach beendeter Mesenchymordnung.

Ich habe die Wandverdickungen noch weiter zurückverfolgt und konnte sie bei günstigen Objekten schon nach 18 Stunden beobachten, allerdings noch nicht sehr deutlich ausgeprägt (Abb. 18^{00}b). In einzelnen Fällen glaubte ich sogar am Anfang der 17. Stunde, d. h. schon beim Beginn der Mesenchymordnung eine freilich unbeträchtliche Verdickung der Keimwand auf gegenüberliegenden Seiten wahrnehmen zu können. Doch ist bei so minimalen Unterschieden nicht auszuschliessen, dass es sich um Zufälligkeiten handeln könnte.

Es ist nicht zu bezweifeln, dass die Wandverdickungen und die Mesenchymordnung in ursächlicher Beziehung stehen, und nach dem Gesagten liegt die Annahme nahe, dass die bilaterale Struktur der Blastulawand das Primäre ist und dass die Mesenchymzellen von hier aus in ihrer Anordnung bestimmt werden.

Was die Entstehungsweise der Verdickungen anbelangt, so scheinen mir diese so entstanden zu sein, dass die Keimwand an

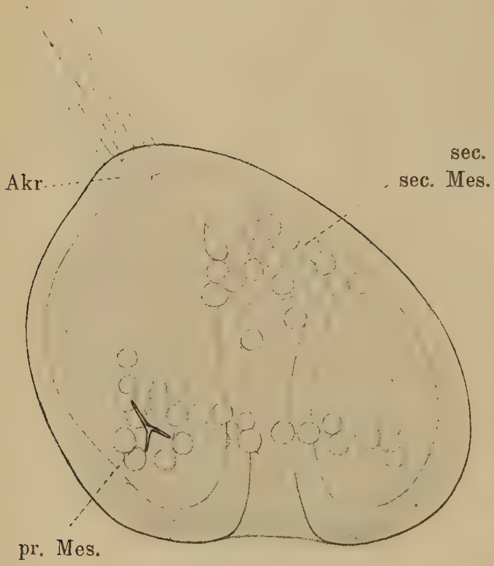


Fig. I a.

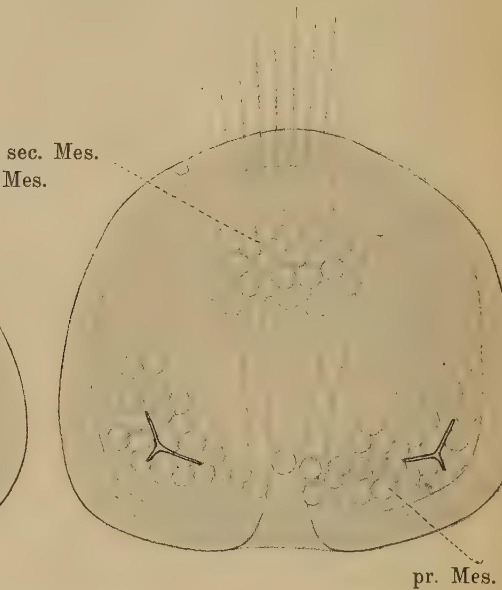


Fig. I b.

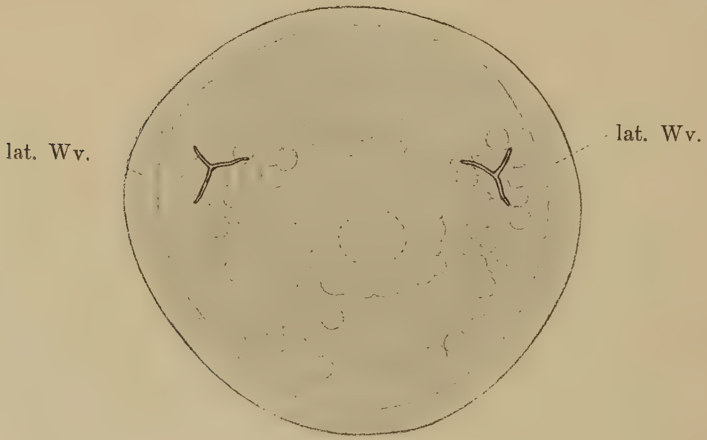


Fig. I c.

Fig. I a. Gastrula von 24 Std. in seitlicher Ansicht (frisch nach Formolzusatz gezeichnet von Prof. *Boveri*). Akr. Akron. pr. Mes. primäres Mesenchym. sec. Mes. sekundäres Mesenchym.

b. Dieselbe Gastrula von der Vorderwand (Frontalbild).

c. Dieselbe Gastrula im Äquatorialschnitt. lat. Wv. laterale Wandverdickung.

diesen Stellen ihre ursprüngliche Dicke behielt, während die dazwischen gelegene Wand an Ausdehnung gewann und sich dabei verdünnte. In der That haben die Verdickungen die gleiche Wandstärke wie die Keimwand vor der Mesenchymbildung. Wenn nun die Teile zwischen den Verdickungen sich verdünnten und ausdehnten, so müsste man eine Vergrösserung der Äquatorialschnitte erwarten. Davon ist aber nichts wahrzunehmen; dies erklärt sich jedoch einfach daraus, dass, wie wir später sehen werden, schon mit der 20. Stunde der Invaginationsvorgang einsetzt, mit dem eine nicht unbeträchtliche Verkleinerung des Keimes verbunden ist.

III. Die Anlage der Wimperschopfplatte, des „Akron".

Es bleibt noch übrig, einer Anlage Erwähnung zu thun, die sich zwar erst im Gastrulastadium deutlicher ausprägt, deren Entstehung aber noch in die Zeit der Blastula fällt. Es handelt sich um die Bildung einer „Scheitelplatte" am animalen Pol, wie sie von *Selenka* für Sphärechinus, Strongylocentrotus und auch Echinus beschrieben worden ist. Ebenso wurde, wie *Herbst* (10) angiebt, bereits früher ein Schopf von langen Wimpern am animalen Pol von *Fewkes*, *Nachtrieb*, *Prouho* und *Théel* beobachtet. Auch beschreibt *Herbst* (10) an den Larven von Echinus microtub. einen „Wimperschopf". Nach seinen Beobachtungen bewegt sich die aus der Eihülle entschlüpfte Blastula mit ihrer gleichmässigen Bewimperung unregelmässig und kugelnd fort. „Bald bildet sich jedoch an ihrem animalen Pol ein Schopf von sehr langen Wimpern, welcher bei der Bewegung stets nach vorn gerichtet ist". Die langen Borsten sollen der Larve als Richtungsregulator dienen. Sie bleiben unbeweglich. Die Vorwärtsbewegung, rotierend um die Achse, wird durch die gleichmässige Bedeckung des Keimes mit kleinen Cilien bewirkt. *Herbst* giebt auch an, dass der Wimperschopf einer kaum nennenswerten Epithelverdickung aufsitze und dass er schliesslich in einen Teil des Pluteuswimperringes übergehe, den *Semon* als „Mundkuppel" bezeichnet hat.

In ähnlicher Weise äussert sich auch *Ziegler* (22). Er schildert die Bildung einer „Scheitelplatte" an Ophiuren- und Echinidenlarven und führt für diese Anlage den Namen „Akron" (Spitze, Scheitel) ein. Dieser Name ist ganz zweckmässig gewählt. Er vermeidet, wie auch *Ziegler* betont, eine Verwechslung mit dem „Scheitel" des Pluteus, zwei Regionen, die nichts miteinander gemein haben.

An meinem konservierten Material ist nichts von Wimpern und Borsten zu sehen. Es wird demnach nur von der von *Herbst* erwähnten „Epithelverdickung“ die Rede sein.

Schon bei Larven vor der Mesenchymbildung kann man gelegentlich am animalen Pol eine unbedeutende Wandverdickung wahrnehmen, indem hier die Cylinderzellen ihre Nachbarn ein wenig an Länge übertreffen. Im gleichen Masse, wie nun der Keim während der Mesenchymbildung allmählich an Grösse zunimmt und die Wandung dabei dünner wird, tritt das Akron deutlicher hervor (Abb. 14^{00}a —18^{00}a). Man sieht dann den animalen Pol abgeschlossen von einer Zellenplatte, deren innere Fläche ziemlich abgeflacht oder konvex ist, deren äussere Wölbung in der Rundung des Keimes aufgeht. Zunächst behält das Akron seine polständige Lage, seine Kerne liegen nach dem Blastocöl zu in gleichmässiger Dichtigkeit. Teilungen kommen vor, sind aber nicht sehr zahlreich.

Zu der Zeit, wenn die Mesenchymzellen sich zu den beiden Dreiecken ordnen, also um die 19. Stunde, beginnt das Akron seine rein polständige Lage aufzugeben, und bald (Abb. 21^{00}a, 22^{00}) sieht es aus, als wäre das Akron nach derjenigen Seite verschoben, welche den kleineren Teil der Zwischenwand zwischen den Lateralverdickungen bildet, die wir als „Vorder- oder Oralwand“ von der entgegengesetzten „Hinter- oder Scheitelwand“ unterscheiden wollen. Diese scheinbare Verlagerung des Akrons wird erklärlich, wenn wir annehmen, dass die Hinterwand der Larve in meridionaler Richtung mehr an Ausdehnung gewonnen hat als die Vorderwand. Da jedoch während dieser Ausbildung schon die Gastrulation mitspielt, soll diese Erscheinung noch bei der Behandlung der Urdarmbildung besprochen werden.

IV. Dimensionen der Blastula.

Zum Schluss verlohnt es sich noch, mit einigen Worten der Grössenverhältnisse während des Blastulastadiums zu gedenken. Auf absolute Masse kann es hierbei nicht ankommen; denn es ist leicht festzustellen, dass die Keime durch die Prozeduren, denen sie bis zur Fertigstellung des Dauerpräparates unterworfen werden, eine gewisse Verkleinerung erleiden, mag auch das Verfahren ein noch so schonendes sein. Da jedoch alle Keime diese Prozeduren in genau gleicher Weise durchgemacht haben, darf angenommen werden, dass die Abweichung von der Grösse des lebenden Objektes bei allen die

gleiche ist, und diese Annahme wird insofern völlig gerechtfertigt, als die Larven des gleichen Stadiums in meinen Dauerpräparaten nahezu identische Masse aufweisen. Nach dem Gesagten genügt es für unsere Zwecke, die Masse der Zeichnungen, die bei gleicher Vergrösserung genau mit dem Zeichenapparat hergestellt wurden, miteinander zu vergleichen. Die Vergrösserung, auf welche sich die Messungen beziehen, beträgt circa 600. Für die Veröffentlichung sind dann die Figuren, der Raumersparnis wegen, auf $^3/_4$ verkleinert worden. An den Zeichnungen der Blastula von 10 Stunden misst der den animalen und vegetativen Pol verbindende Durchmesser ungefähr $6^3/_4$ cm, die grösste Breite der Larve $6^1/_2$ cm. Wenn die Blastula mit 18 Stunden allmählich herangewachsen ist und ihre grösste Ausdehnung erreicht hat, misst ihre Längsachse 8 cm, ihr äquatorialer Durchmesser $7^1/_3$ cm. Daraus ergiebt sich, dass schon die Achse der jungen Blastula die übrigen Durchmesser deutlich an Länge übertrifft und dass das gleiche Verhältnis während des Wachstums annähernd gewahrt bleibt.

Wenn wir die Larve als kugeligen Körper auffassen und für die Blastula von 10 Stunden den Durchschnittsradius von $3^3/_8$ cm, für die von 18 Stunden als ebensolchen Radius $3^3/_4$ cm annehmen wollen, so hätte erstere ungefähr 145 qcm, letztere 176 qcm Oberfläche. Daraus geht hervor, dass der Keim in den acht Stunden um etwa $^1/_5$ seiner ursprünglichen Oberfläche zugenommen hat.

Begleitet wird dieses Wachstum von Perioden zum Teil reger Kernteilungen. Die Wandung des Keimes nimmt dabei an den beiden Polen nur unbedeutend, an den übrigen Teilen etwa um $^1/_3$ der ursprünglichen Dicke ab. Über die weiteren Grössenverhältnisse werde ich bei der Gastrulation zu sprechen haben.

B. Das Gastrulastadium.

I. Invagination und Urdarmbildung.

Das Gastrulastadium wird vorbereitet durch gewisse Veränderungen an der Mesenchymblastula zu einer Zeit, wo die Ordnung der Mesenchymzellen noch nicht abgeschlossen ist.

Wir hatten früher gesehen, dass nach beendeter Auswanderung der Mesenchymzellen die unregelmässig liegenden Kerne am vegetativen Pol sich wieder nahezu einschichtig anordnen (Abb. 16^{20}a). Auch bleibt die Keimwand hier etwas dicker, und es bildet sich nun

ein Bezirk von Zellen am vegetativen Pol, deren Protoplasma namentlich nach der Blastocölseite zu eine gewisse Trübung zeigt (Abb. 18^{20}). Es handelt sich hier um eine Erscheinung, die schon von früheren Beobachtern beschrieben wurde. Bereits 1893 giebt *Herbst* (11) folgendes an: „Das Beobachten der normalen Entwickelung macht es wahrscheinlich, dass die Entodermbildung von einem kleinen, runden Bezirk am vegetativen Pol ausgeht. Die Zellen dieses Bezirkes vermehren sich intensiv, die Spannung der Blastulawand verhindert eine Grössenzunahme der betreffenden Zone in derselben Ebene, und die Folge ist, dass sie sich aus der Blastulawand hervorwölben muss“. *Herbst* spricht im weiteren auch immer von einer „Entodermbildungs- resp. Urdarmbildungszone“, die er auch experimentell vergrössern konnte.

Im Jahre 1895 beschreibt *Morgan* (17) bei Sphärechinus die Bildung einer Platte mit dicht gedrängten Kernen am hinteren, d. h. vegetativen Pol. Er kann nicht entscheiden, ob sich hier die Zellen rascher geteilt haben oder ob sie näher aneinander gerückt sind. Die Platte wird (nach *Morgan*) invaginiert und bildet später durch Streckung den Urdarm. Noch in demselben Jahre bestätigt *Herbst* (12) die Angaben *Morgans* und findet jene „Urdarmplatte“, wie er sie nennt, auch bei Asterias und Echinus wieder. „Ähnlich wie bei den Mesenchymblastulis von Asterias war auch bei den darmlosen Larven der Echiniden stets am vegetativen Pol im Blastocöl eine geringfügige Trübung vorhanden. — Es ist wahrscheinlich, dass dieselbe ebenso wie bei Asterias von degenerierten Zellen der Urdarmplatte herrührt“. —

Nach meinen Beobachtungen erscheint die Zellenplatte bei seitlicher Betrachtung der Larven zuerst als eine nicht beträchtliche Verdickung des vegetativen Poles (Abb. 18^{20}). Die Kerne in ihr liegen nicht alle in gleicher Höhe. Das zu ihnen gehörende Protoplasma ist namentlich auf der inneren Seite der Keimwand etwas getrübt. Nur ausnahmsweise (Abb. 18^{40}) lässt sich erkennen, dass in der Platte zu dieser Zeit (und auch noch in den nächsten Stunden) ganz vereinzelte Teilungen vorkommen. Die Zahl der Kerne beträgt etwa 45 und dürfte nach dem soeben Gesagten im weiteren Verlauf keine nennenswerte Vermehrung erfahren.

Allmählich grenzt sich nun die Platte deutlicher ab und erhebt sich langsam gegen das Blastocöl, womit bereits die Invagination begonnen hat (Abb. 19^{00} und 19^{40}a). Bald ragt die Platte als flacher rundlicher Knopf in die Furchungshöhle, immer ihre Trübung bei-

behaltend (Abb. 20^{00}). Gleichzeitig macht sich von aussen her eine ringförmige Furche bemerkbar, deren Durchmesser beträchtlich kleiner ist als der der nach innen vorspringenden Platte [1]). Diese Furche ist als erste Andeutung der Urdarmbildung aufzufassen, und zwar grenzen sich durch dieselbe bereits der Boden der Urdarms — d. i. der mittlere nach aussen vorgewölbte Bereich — von der späteren Seitenwandung des Darmes ab, wie sich aus dem Folgenden näher ergeben wird. Nach der 21. Stunde ragt die Platte so weit ins Blastocöl und es ist ihre Umgebung so weit in die primäre Leibeshöhle hineingezogen worden, dass bereits an der Aussenseite der Larve eine Grube von nicht unbeträchtlicher Tiefe vorhanden ist, d. i. der noch kurze Urdarm (Abb. 21^{00} a und b). Mit fortschreitender Entwickelung (22. Stunde und ff.) rückt die immer noch durch ihre Form und Trübung kenntliche Platte höher ins Blastocöl und immer mehr wird der die Platte umgebende vegetative dickwandige Bereich mit hineingezogen.

Nach dem Gesagten wird die Seitenwand des Urdarms von der Umgebung der Platte gebildet, die Platte selbst bildet im wesentlichen den Abschluss des Urdarms. Es wird später noch erörtert werden, dass höchstens ein ganz geringer Teil der Platte in die Bildung der Seitenwand des Darmes einbezogen werden kann.

Am Darm macht sich schon bald die Neigung bemerkbar, mehr nach der „Hinterseite" der Larve zuzuwachsen (Abb. 22^{00}). Es scheint, als ob der „Vorderwand" eine stärkere Neigung zur Invagination zukomme als der hinteren. Wir können uns den Effekt dieser Differenz an einem Drahtmodell vor Augen führen. Wir markieren uns an einem elastischen, kreisrunden Drahtreifen genau opponiert die beiden polständigen Platten: Akron und Urdarmplatte. Wird nun durch gleichmässige Einbiegung der Drahtseiten die Urdarmplatte invaginiert, so erhebt sich der Urdarm genau in der Mitte [2]). Biegt man aber die eine Seite stärker ein, so erhält man das charakteristische Bild des schiefen Urdarms und zugleich die Form des Ektoderms, wie sie uns in den optischen Medianschnitten unserer Larven von der 22. Stunde an entgegentritt (Abb. 22^{00}, 22^{40}, 24^{00}).

[1]) Es sei hier hingewiesen auf den Gegensatz unserer Invaginationsbilder zu der von *Rhumbler* abgebildeten Blastula von Echinus microtuberculatus mit beginnender Invagination (Arch. f. Entw.-Mech. XIV. S. 431, Abb. 16). Derartige Bilder konnten an unseren Larven nie beobachtet werden.

[2]) Vergl. auch den *Rhumbler*schen Invaginationsversuch. Arch. f. Entw.-Mech. XIV, S. 435, Tafel 26, Abb. 4.

Unter diesen Verhältnissen hat sich zwischen Vorder- und Hinterwand des Keimes eine erhebliche Grössendifferenz ausgebildet. Misst man bei der Gastrula von 24 Stunden in seitlicher Ansicht Vorderwand und Hinterwand mit einem Faden aus, (von der Mitte des Akrons bis zu der des Urmunds gemessen, Abb. 24^{00}) so ist erstere $10^1/_3$ cm, letztere $11^3/_4$ cm lang. Darin liegt eine Bestätigung unserer Annahme, dass die Vorderwand an der Invagination mehr beteiligt ist als die Hinterwand.

Ein „exzentrisches" Auswachsen des Urdarms wurde von *Morgan* als eine Eigentümlichkeit bei Partiallarven der Echiniden beschrieben. *Driesch* (8) macht mit Recht neuerdings darauf aufmerksam, dass diese schiefe Lage in ihrem Vorkommen nicht nur auf Partiallarven beschränkt ist, dass vielmehr auch beim Normalkeim von Anfang an kein rein centrales, sondern ein in der Symmetrieebene einseitig geneigtes Wachstum bestehe.

Meine Untersuchungen bestätigen diese Angabe, und zwar auch in der Hinsicht, dass der Darm immer nach der Seite zu wächst, die ich früher als Hinter- oder Scheitelwand bezeichnet hatte, und dass der Darm von Anfang an und auch für die ganze Folgezeit ziemlich genau die Medianebene des Keimes innehält, wie sich aus den Frontalansichten ergiebt.

Bevor wir das weitere Schicksal des Urdarms verfolgen, ist es notwendig, auf die Veränderungen in Form und Grösse hinzuweisen, die der Gastrulationsvorgang mit sich brachte.

Die äussere Gestalt des Keimes erfährt insofern eine Veränderung, als seine ursprüngliche länglich ellipsoide Gestalt während der Urdarmbildung allmählich aufgegeben wird. Wie Äquatorialschnitte zeigen, hat die Larve mehr ein dreiseitiges Aussehen angenommen, und auch die Seitenansicht (Abb. 24^{00}) zeigt mehr die Figur eines Dreieckes als eines Kreises. Die Gastrula strebt also immer mehr der Form eines Tetraëders zu, freilich mit stark abgerundeten Ecken und Kanten. Die Basis würde die Urmundseite, die Spitze des Körpers das Akron bilden.

Da die Skelettbildung zu dieser Zeit noch in den ersten Anfängen ist (Textfigur I a, b, c), kann sie noch keinen Einfluss auf die Ausbildung der Larvenform ausüben. Es müssen also andere Faktoren hierbei eine Rolle spielen.

Es sei hier gleich erwähnt, dass die schon bald im Verlauf der Gastrulation auftretende Neigung zur tetraëdrischen Gestalt in späteren Stadien immer mehr ausgeprägt wird. Schon *Herbst* (10) beschrieb

solche späte Gastrulastadien als „Stadien der eckigen Gastrula“ und *Driesch* (7) spricht von einer „Ausbildung des Ektoderms zur bilateralen Prismenform“. —

Von grosser Wichtigkeit ist ferner ein Vergleich der Larvengrösse im Verlauf der Gastrulation. Wir hatten gesehen, dass die Urdarmplatte als Ganzes ins Blastocöl gehoben wurde, dass sie immer noch, an Form und Grösse kenntlich, im wesentlichen den Abschluss des Urdarms bildet und an der Bildung der Seitenwand des Darmes höchstens unwesentlichen Anteil nimmt, nicht aber, wie *Morgan* angiebt, durch einfache Streckung zum Urdarm auswächst. Die Seitenwand des Darmes verdankt ihre Entstehung zum weitaus grössten Teil der Einstülpung einer Zone, welche die Urdarmplatte umgiebt. Da dieser Bereich im Vergleich zu den höher gelegenen Teilen ziemlich dickwandig ist, erklärt es sich, dass der Urdarm bei seiner Entstehung, d. h. von der 20. Stunde an, zunächst dickwandiger ist als das Ektoderm mit Ausnahme des Akrons.

Gleichzeitig werden wir nach dem Gesagten eine Verkleinerung der Larve erwarten können. Diese tritt in der That ein. Wie sich aus den angestellten Messungen ergiebt, erreicht der Keim als Gastrula von 24 Stunden seine geringste Ausdehnung, wobei natürlich von den frühesten Stadien abgesehen ist. Es ist von der 18 Stunden alten Mesenchymblastula an während der Gastrulation allmählich eine Verkleinerung eingetreten. Vergleichen wir zunächst die Längsachsen von der 18. Stunde an, gemessen von der Mitte des Akrons bis zu der des vegetativen Poles resp. späterhin der Urmundmitte:

Mesenchymblastula	18 Stunden		8 cm	Achsenlänge
Beginnende Invagination	19 „	20 Minuten	$7^3/_4$ cm	„
Urdarmbildung	21 „		$7^1/_2$ cm	„
„	22 „		7 cm	„
„	23 „	20 „	$6^3/_4$ cm	„
„	24 „		$6^1/_2$ cm	„

Demnach hat der Keim von der 18.—24. Stunde um $^1/_5$ der ursprünglichen Achsenlänge eingebüsst.

Bei Frontalansichten ist der Breitendurchmesser der Larve

von 18 Stunden	40 Minuten	7,4 cm
„ 21 „		7 cm
„ 24 „		7 cm.

Es ist also eine allseitige ziemlich beträchtliche Verkleinerung des Keimes vor sich gegangen.

Da die 24 Stunden-Gastrula noch nicht gar so sehr zur Tetraederform neigt, lässt sie sich mit genügender Annäherung auf die Kugelform reduzieren, wobei sich ein Durchschnittsradius von etwa $3^1/_4$ cm ergiebt. Die Oberfläche wäre demnach 132 qcm. Die 18 Stunden-Blastula hatte 176 qcm. Demnach hat die Larve von 24 Stunden um etwa $^1/_4$ der Oberfläche gegenüber derjenigen von 18 Stunden abgenommen, was also auf Urdarmbildung zu rechnen wäre, falls man nicht annehmen will, dass sich die Zellen selbst durch Flüssigkeitsabgabe wesentlich verkleinert haben, wozu kaum ein Grund vorliegt.

Da die Angaben über die Menge des bei Echiniden invaginierten Materiales noch weit auseinander gehen, scheint es zweckmässig, eine Besprechung der einzelnen Resultate beizufügen. Für Strongylocentrotus lividus giebt *Boveri* (1) an, dass die pigmentlose Kappe des vegetativen Poles und die Pigmentzone, die am Keim nicht ganz die Hälfte ausmachen, zur Bildung des Mesenchyms und des Urdarms verwendet werden. Dem gegenüber stehen die Angaben von *Driesch* und *Morgan.* Indem sich *Morgan* (18) auf eine Zählung der Ektoderm- und Entodermzellen stützt, behauptet er in seiner neuesten Arbeit über die Gastrulation der Teil-Embryonen von Sphärechinus, dass auch bei anderen Echiniden (Echinus, Toxopneustes, Strongylocentrotus) am normalen Keim etwa $^1/_{10}$ der gesamten Zellenzahl der Blastula invaginiert werde. Nach *Driesch* (8) stellt sich das Verhältnis von Entoderm und Mesenchym zur Gesamtzellenzahl unter Berücksichtigung seiner eigenen Zählungen und derjenigen *Morgans* wie 1:5, ein Ergebnis, welches meinem Befund 1:4 am nächsten kommt (vgl. das oben über Grössenabnahme während der Gastrulation Gesagte). Die Differenz erklärt sich offenbar aus der verschiedenen Methode, durch welche unsere beiderseitigen Zahlen gewonnen worden sind. Während meine oben angeführten durch Grössenvergleichungen der ganzen Keime gewonnen sind, sind diejenigen von *Morgan* und *Driesch* aus Kernzählungen berechnet. Ich selbst habe gleichfalls Berechnungen dieser Art angestellt und zwar in folgender Weise. Es gelingt am Urdarm annähernd genau die Kerne zu zählen, und es wurden an den Larven durch direktes Einzeichnen mittelst des Zeichenapparates auf der Oberseite des Urdarms die Kerne wenigstens zur Hälfte direkt gezählt. Anders liegen die Verhältnisse beim Ektoderm. *Morgans* Angaben über die Zahl der Ektodermkerne sowohl bei seinen Teillarven wie auch bei der Normallarve von Toxopneustes sind so präzis gehalten, dass man eine direkte

Zählung vermuten könnte. Davon kann aber bei Echinus kaum die Rede sein, denn die Kerne liegen so dicht und kommen in den Randschichten des optischen Bildes so zahlreich übereinander zu liegen, dass hier eine genaue Übersicht unmöglich wird. Man muss sich auf Schätzungen beschränken und diese habe ich in folgender Weise vorgenommen. Bei der Blastula von 18^{20} liegen die Kerne auf einer Kugel fläche verteilt, deren Radius nach meiner vergrösserten Zeichnung etwa 3,35 cm ist, deren Fläche demnach 140 qcm sein würde (nicht zu verwechseln mit dem Radius und der Oberfläche der äusseren Blastulawand!). Es wurden nun auf 4 qcm der Oberfläche ungefähr 35 Kerne gezählt. Demnach muss die Blastula von 18^{20} Stunden ungefähr 35×35 Kerne enthalten, d. s. ca. 1225 Kerne.

Ich habe ferner die Kerne am Urdarm der Gastrula von 26^{40} Stunden berechnet, weil bis zu dieser Zeit nur wenige Teilungen am Entoderm zu beobachten sind und die Kerne des Darmes also im wesentlichen invaginiert sein müssen. Es enthält nun der Urdarm zu der besagten Zeit rund 170 Zellen. Zählt man dazu die 50–60 Zellen des primären und die zu dieser Zeit schon ausgewanderten 30—40 Zellen des sekundären Mesenchyms, so sind im ganzen etwa 250—270 Zellen ins Blastocöl gelangt.

Wollte man nun die Zahl der nach innen verlagerten Zellen (d. h. Urdarm und Mesenchym — rund 250 Kerne) der Zahl der Blastodermzellen vor der Invagination (18^{20} Stunden — 1225 Kerne) gegenüberstellen, so wäre das Verhältnis ungefähr 1:5 und stimmte mit *Drieschs* Befund überein.

Es fragt sich, welche Berechnung genauer ist. Bei meiner ersten, welche auf die Verkleinerung des Keimes während der Invagination sich stützt, könnte als Fehlerquelle eine Verminderung der Ausdehnung der Keimwand durch Substanzaustritt aus den Zellen in Betracht kommen. Allein, wie schon erwähnt, ist zu dieser Annahme kein Grund vorhanden; ja die mechanischen Bedingungen während der Gastrulation dürften eher im entgegengesetzten Sinne wirksam sein. Die Methode der Kernzählung dagegen setzt stillschweigend voraus, dass zu den Kernen in den verschiedenen Keimbereichen die gleiche Protoplasmamenge gehöre. Dies ist aber sicherlich nicht der Fall. Es ist aus meinen Figuren leicht zu ersehen, dass die Kerne im Urdarm viel weniger dicht liegen als im Ektoblast; andererseits finden im Ektoderm am Beginn der Invagination (20., 21. Stunde) immer noch ziemlich rege Kernvermehrungen statt. Des weiteren sind die Zellen des primären Mesenchyms besonders

gross und repräsentieren höchst wahrscheinlich beträchtlich mehr Protoplasma, als ihrer Kernzahl zur Zeit der Zählung im Vergleich zum Ektoblast entspricht. Es kann also kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Menge des invaginierten Materiales nach den Kernzählungen zu klein berechnet wird.

Schliesslich ist noch darauf hinzuweisen, dass der Moment, auf welchem die Invagination beendet ist, sich kaum mit Bestimmtheit angeben lässt. Wie leicht hier Täuschungen möglich sind, geht aus der alten Angabe von *Driesch* (Analyt. Theorie) hervor, wonach „ein ganz winziger Bezirk der Blastula“ Mesenchym und Entoderm bilden, also „fast die ganze Blastula“ zum Ektoderm werden sollte. Wir haben ferner oben gesehen, wie die Differenzierung einer gegen die Umgebung ziemlich gut abgegrenzten „Platte“ *Morgan* und *Herbst* zu der Ansicht verleiten konnten, diese Platte allein liefere den ganzen Urdarm, während aus ihr thatsächlich im wesentlichen nur der Urdarmboden und das sekundäre Mesenchym hervorgeht, der Hauptteil des Urdarms dagegen aus der Umgebung jener Platte entsteht. Allein die Grenze, bis zu der jene Umgebung invaginiert wird, lässt sich nicht angeben. Es ist ganz willkürlich, etwa mit dem Stadium von Abb. 26^{40} die Gastrulation als beendigt anzusehen; manches könnte dafür sprechen, dass sie zu dieser Periode noch im Gang ist. Aber es fehlen uns bis jetzt exakte Mittel, dies festzustellen.

Wir hatten die Gastrulation verfolgt bis zu dem Moment, wo der Keim sein Minimum an Ausdehnung erreichte (24 Stunden). Es ist für die nächsten Stunden charakteristisch, dass die Larve wieder allmählich an Grösse zunimmt. Mit 30 Stunden, noch während der Urdarmwendung, dem „Stadium der eckigen Gastrula“, ist die Längsachse wieder auf ihrer ursprünglichen Länge — 8 cm nach meiner vergrösserten Zeichnung — angelangt wie kurz vor der Invagination mit 18 Stunden. Aber auch die übrigen Durchmesser haben entsprechend an Länge zugenommen.

Im Laufe dieser Zeit erfährt auch der Urdarm eine beträchtliche Vergrösserung, wie sich aus dem Vergleich der Abb. 24^{00}, 26^{00}a, 29^{40} ergiebt. Kernteilungen am Entoderm kommen vereinzelt vor. Nur in der 26. Stunde und mit 28 und 30 Stunden sind Mitosen am Entoderm etwas zahlreicher. Jedoch scheint mir mit der 27. Stunde die Invagination im wesentlichen beendet zu sein, und damit würde sich auch die Angabe *Morgans* bestätigt finden, dass

Karyokinese ebenso wie auch bei Sphärechinus keine Rolle spielt bei der Urdarmbildung.

Schon mit der 27. Stunde (Abb. 26^{40}) reicht der Darm mit seinem blinden Ende ziemlich nahe bis an die Hinterwand der Larve und zwar in der Nähe des Akrons. Die Darmkerne haben annähernd die gleiche Grösse wie die des Ektoderms, liegen aber, namentlich im mittleren Stück des Urdarms, wie schon erwähnt, weiter auseinander. In das Lumen des Urdarms führt ein meist etwas oval gestalteter Urmund. Unmittelbar unter der abschliessenden Zellplatte erreicht das Lumen seine grösste Ausdehnung. So völlig gleichartig übrigens diese Verhältnisse an allen meinen Larven sind, so ist es doch zweifelhaft, ob sie durchaus lebensgetreu sind.

II. Die Bildung des sekundären Mesenchyms.

Noch während der geschilderten Urdarmbildung hat sich ein anderer Prozess vollzogen, die Bildung des sekundären Mesenchyms.

Über die Entstehung dieser Zellen haben wir zur Zeit noch wenige Angaben. *Driesch* (5) hat wohl zuerst den Gegensatz der „Skelettbildner" (primären Mesenchymzellen) und der sekundären Mesenchymzellen scharf gefasst. Auch *Mc. Bride* (15) unterscheidet skelettbildende und Wanderzellen. Von den letzteren sollen die einen sternförmig sein und unter sich und mit der Keimwand durch lange Fortsätze verbunden sein, die anderen hingegen seien mehr rundlich, frei und durch ausserordentlich feine Fäden unter sich und mit der Keimwand verbunden. Nach *Boveri* (1) geht bei Strongylocentrotus das sekundäre Mesenchym aus dem Grunde des Urdarms hervor. Seine Zellen verteilen sich in der primären Leibeshöhle und sind durch ihre reichliche Pigmentierung von denen des primären zu unterscheiden.

Zum Studium der Verhältnisse an unseren Larven müssen wir zurückkehren zur beginnenden Urdarmbildung. Wir hatten dort beobachtet, wie eine durch Trübung ausgezeichnete Zellenplatte als Ganzes ins Blastocöl gehoben wurde. Die Platte bildete den Abschluss des Urdarms und war von der seitlichen Urdarmwand durch eine ziemlich tiefe Ringfurche im Urdarmlumen abgesetzt (Abb. 20^{00}, 21^{00}a, 22^{00}). Während nun der Darm mehr an Ausdehnung gewinnt, erfährt auch das Darmende gewisse Veränderungen. Es nimmt ein wenig an Breitenausdehnung ab und formt sich keulenartig zu (Abb. 22^{40}). Die abschliessende Platte gewinnt dadurch an Höhe auf Kosten der Breite. Dabei mögen vielleicht einige Zellen auf

die Seitenwand des Darmes herübergelagert werden. Jedenfalls kann es sich nur um sehr wenige Zellen handeln, da die Platte ihr Volumen nicht wesentlich verändert. Die Kerne in der Platte kommen in mehreren Reihen übereinander zu liegen und werden leichter übersichtlich, da die Trübung allmählich zurückgeht. In den Raum der primären Leibeshöhle wölben sich die äusseren Zellen halbkugelig vor. Dann trifft man Stadien, wo einzelne bereits die Platte verlassen haben, andere gerade in spindeliger oder birnenförmiger Gestalt mit langem, fein auslaufenden Fortsatz aus der Zellplatte herausschlüpfen (Abb. 22^{40} b). Während sich der Urdarm weiter streckt (Abb. 24^{00}), treten immer mehr Zellen aus dem Urdarmende aus, bleiben aber zunächst noch vor demselben liegen. Die Trübung der Zellplatte ist nun ziemlich geschwunden. Von der 24. Stunde an beginnt sich das Gefüge der Platte immer mehr zu lockern. Die Kerne rücken hier weiter auseinander (Abb. 24^{40} b) und nach der 25. Stunde ist der grössere Teil der Platte in einzelne Zellen zerfallen, die zunächst noch am Urdarmende verbleiben (Abb. 25^{20}). Das Darmlumen wird nunmehr von einer Platte abgeschlossen, die noch ein wenig dicker ist als die seitliche Darmwand. Die früher so scharf abgrenzende Ringfurche ist allmählich flacher geworden. Mit der 27. Stunde ist die Bildung des sekundären Mesenchyms beendet (Abb. 26^{00}, 26^{40}). Die einzelnen Zellen sind nicht von gleicher Grösse. Ihrer Form nach sind sie rundlich, oval oder auch spindelförmig ausgebildet. Die Kerne sind rund, haben die gleiche Grösse wie die des Ektoderms. Kernteilungen an sekundären Mesenchymzellen habe ich nie beobachten können.

Die Zahl der ausgewanderten Zellen muss mindestens 32 betragen; denn so viele konnten an den günstigsten Objekten gezählt werden. Wahrscheinlich ist ihre Anzahl etwas grösser, da die Verhältnisse am Urdarmende schwer zu übersehen sind und hier noch immer einige Nachzügler ausschlüpfen.

Die Zahl der Zellen in der getrübten Platte der Mesenchymblastula von 18^{40} Stunden betrug etwa 45, erfuhr aber durch Teilungen eine geringe Vermehrung, so dass wir vielleicht während der Invagination 55 Zellen erwarten können. Durch Auswanderung kommen etwa 35 Zellen in die primäre Leibeshöhle, der Rest verbleibt zum Abschluss des Urdarms, welcher in der That von ungefähr 20 Zellen gebildet wird.

So stimmt hier die Kernzählung mit dem aus dem morphologischen Befunde abgeleiteten Resultat aufs beste überein, und es

kann auch von dieser Seite nicht mehr zweifelhaft sein, dass jene durch Trübung ausgezeichnete Platte der Mesenchymblastula nicht, wie *Morgan* u. a. angeben, durch Streckung den Urdarm bildet. Vielmehr wird sie als einheitliches Ganzes ins Blastocöl erhoben und giebt die sekundären Mesenchymzellen und den Abschluss des Urdarms ab. Man darf demnach bei Echinus nicht mehr von einer „Urdarm- oder Entodermplatte“ sprechen.

Da das weitere Schicksal der Mesenchymzellen an konservierten Objekten nur schwer zu verfolgen ist, während dies im Leben mit Leichtigkeit geschehen kann, wurden diese Verhältnisse nicht weiter berücksichtigt.

III. Die Wendung des Urdarms. Das Stadium der „eckigen Gastrula“.

Bereits während der Invagination hatte sich eine Formveränderung eingeleitet, die, wie schon früher erwähnt, allmählich zum Stadium der „eckigen Gastrula“ oder des „Prismas“ überführt. Indem sich das Akron mehr zuspitzte, die lateralen Wandverdickungen mehr eckig ausbildeten, erhielt der Keim annähernd die Form eines Tetraëders mit der Urmundseite als Basis, dem Akron als Spitze. Mit 33^{20} Stunden ist diese Pyramidenform am schärfsten ausgeprägt und geht mit 34^{00} Stunden bereits in die Form des Pluteus über. Nach meinen Messungen sind die drei Höhen des Tetraeders von 33^{20} Stunden ziemlich gleich, an der ursprünglichen Zeichnung $7^1/_2$—8 cm. Der Keim hat also von der 24. Stunde an beträchtlich an Umfang gewonnen. Dabei hat die Dicke seiner Wandung mit Ausnahme des Akrons und der Lateralverdickungen ein wenig abgenommen.

Die auffallendste Erscheinung in dieser Periode ist die Wendung des Urdarms nach der Vorderwand der Larve herüber. Schon in der 27. Stunde (Abb. 26^{40}) stellt sich der gestreckte Darm mehr auf das Akron zu ein, und mit 28 Stunden (Abb. 28^{00}) beginnt das blinde Urdarmende sich ein wenig in der Richtung nach der Vorderwand des Keimes überzubiegen. Dann erfährt auch die Form des Darmes gewisse Veränderungen. Ganz übereinstimmend an allen Larven dieses Stadiums (Abb. 29^{40}) findet sich nämlich bei seitlicher Ansicht der Larve das Urdarmende zu einem vorderen und hinteren Winkel ausgebuchtet. Man könnte denken, das Urdarmende strebe nach Anschluss an die vordere Blastulawand, ohne die Beziehungen zur hinteren schon aufgegeben zu haben. Im Gegensatz zur Seiten-

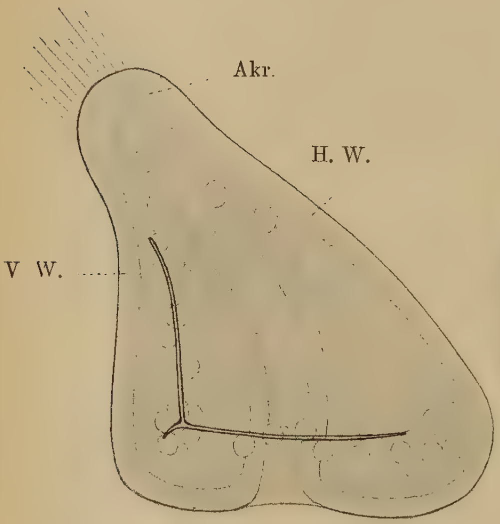


Fig. II a.

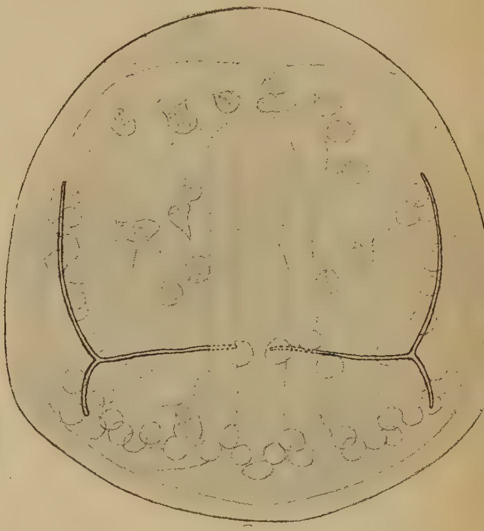


Fig. II b.

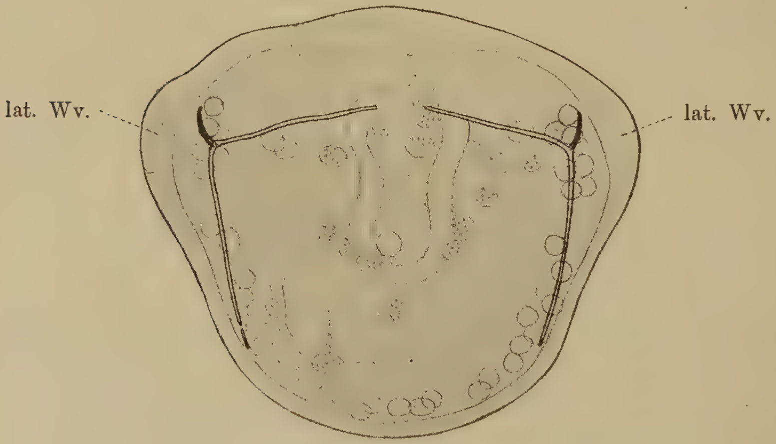


Fig. II c.

Fig. II a. Eckige Gastrula von 30 Std. in seitlicher Ansicht (frisch nach Formolzusatz gezeichnet von Prof. *Boveri*). Akr. Akron. V. W. Vorderwand. H. W. Hinterwand.

b. Dieselbe Larve von der Hinterwand gesehen.

c. Dieselbe Larve von der Urmundseite. lat. Wv. laterale Wandverdickung.

ansicht, wo der Darm in ganzer Ausdehnung und besonders am Ende sehr weit erscheint, ist das Lumen bei der Ansicht von vorn oder hinten nach wie vor sehr schmal und auch am Grunde nur unbeträchtlich erweitert (Abb. 32^{00} a, b). Doch ist es, wie schon oben erwähnt, fraglich, ob in diesen Punkten nicht die Wirkung der Konservierung eine Rolle spielt.

Die 30 Stunden alte lebende Larve, deren Abbildungen ich Herrn Prof. *Boveri* verdanke, zeigt einen Darm, welcher einen nach der Vorderwand offenen Bogen beschreibt (Textfigur II a, b, c). Die Durchmesser des Darmes in seitlicher und frontaler Ansicht sind ziemlich gleich, und in beiden Ansichten zeigt das Darmende nur eine leichte keulenartige Anschwellung.

Dieser Gegensatz zwischen lebender und konservierter Larve spricht sich auch in der äusseren Form des Keimes aus, wie ein Vergleich der in Frage kommenden Abbildungen lehrt.

Da die lebende Larve aus einer anderen Zucht stammt als die von mir studierten konservierten Objekte, ist es denkbar, dass die Unterschiede auf individueller Verschiedenheit beruhen; doch ist es wahrscheinlicher, dass die Abweichung eine Folge der Konservierung ist.

Die Länge des Darmes von 30 Stunden-Larven ist im wesentlichen noch dieselbe wie bei denen von 26 Stunden. Auch die Dicke der Darmwand hat seit jener Zeit keine nennenswerten Veränderungen erfahren und die Dichtigkeit der Entodermkerne ist noch dieselbe. Einige Teilungen am Darm kamen an Larven von 28 und 30 Stunden zur Beobachtung. —

Bereits in der 30. Stunde hat sich auf der Vorderwand der Larve in unmittelbarer Nähe des Akrons eine speziell differenzierte Ektodermpartie ausgebildet in Form einer unbedeutenden Verdickung der Keimwand (Abb. 29^{40}). Mit 30 und 31 Stunden hat sich das Urdarmende mit seinem vorderen Winkel so sehr dieser Stelle genähert, dass beide Keimblätter kaum noch durch eine Wanddicke Zwischenraum voneinander geschieden sind. In den nächsten Stunden prägt sich die Ektodermverdickung immer mehr aus (Abb. 32^{00} a, 33^{20} a). Da sie sich später mit dem vorderen Darmwinkel verlötet und zur Mundbildung führt, hat man für dieselbe den Namen „Mundanlage" eingeführt. Ob diese Ektodermpartie sich vom Akron abgegliedert hat, oder ob sie auf einer lokalen Wandverdickung im angrenzenden Bereich des Ektoderms beruht, ist kaum mit Sicher-

heit zu entscheiden; doch ist nach den Messungen das letztere wahrscheinlicher.

Auf die merkwürdige Wendung des Urdarms hat zuerst *Driesch* (7) aufmerksam gemacht. Er äussert sich darüber wie folgt: „Sehr bald werden übrigens die primären Lagerverhältnisse des Darmes der Echiniden zum Keimganzen wesentlich geändert und zwar nicht durch Vorgänge an ihm selbst, sondern durch Ausbildung der bilateralen Prismenform des Ektoderms . . . . . Man könnte geneigt sein, in dieser Wendung des Darmes zum Mund hin eine tropische Erscheinung, einen Richtungsreiz zu erblicken. Freilich mag das örtliche Zusammenpassen von Mund und Darm auch ohne intimere Kausalverkettung lediglich auf Grund der Kompositionsharmonie des Keimganzen zu stande kommen".

Es mag sein, dass die Gestaltveränderung des Ektoderms während der fraglichen Periode mitwirkt, um das Darmende und die Mundanlage einander näher zu bringen. Doch kann dieses Moment, wie meine Abbildungen lehren, nur von untergeordneter Bedeutung sein. Die Seitenansichten lassen klar erkennen, dass einerseits der Darm an seinem Übergang ins Ektoderm seine Richtung ändert und zweitens, dass er seine ursprünglich gerade Röhrenform aufgiebt und sich nach vorn krümmt. Welche Kräfte hierbei im Spiel sind, dafür fehlt vorläufig ein Anhaltspunkt.

C. Das Pluteusstadium.

I. Die Umbildung der Gastrula zum Pluteus.

Das Pluteusstadium geht allmählich aus der Prisma-, richtiger Pyramidenform der Gastrula hervor, indem die lateralen Wandverdickungen sich immer mehr eckig ausbilden und die Hinterwand des Keimes sich dütenartig auszieht. Gleichzeitig beginnt sich die Vorderwand immer mehr abzuflachen. Die als Mundanlage beschriebene Ektodermverdickung wird sodann vom Akron durch eine leichte Knickung abgesetzt und gegen den Darm zu eingebogen (Abb. 35^{20} a). Auch wird die ganze Vorderwand etwas muldenartig ausgebildet und von einem trapezförmigen Band dichter gelagerter Kerne eingefasst (Abb. 33^{20} b). So entsteht bereits mit 35^{20} Stunden die Pluteusform, annähernd eine Pyramide, deren Basis in der muldenartig eingezogenen Oralwand (Vorderwand), deren Spitze in der dütenförmig ausgezogenen Hinterwand der Gastrula, dem nunmehrigen „Pluteusscheitel" gegeben ist.

II. Die weitere Ausbildung des Darmes und Entstehung des Entero-Hydrocoels.

In diese Periode fallen auch schon wesentliche Veränderungen am Darm, die ich zunächst erörtern will. Schon mit 30 und 32 Stunden liess sich am Urdarmende eine keulenartige Anschwellung bei Frontalansichten erkennen. Mit 33^{20} Stunden zeigt uns das frontale Bild (Abb. 33^{20} b), dass die besprochene Anschwellung an Ausdehnung gewonnen hat; es ragen am Darmende zwei seitliche Aussackungen hervor. Dieser ganze Darmabschnitt erscheint dadurch von dem in

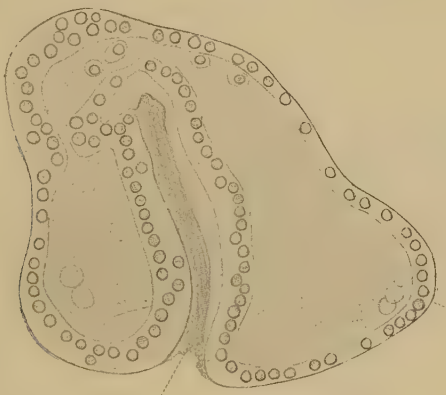


Fig. III. Ungefährer Medianschnitt durch eine Larve von 34 Stunden. gr. M. geronnene Masse. Sch. Scheitel.

der Mitte etwas bauchig aufgetriebenen übrigen Darm scharf abgegrenzt. Der in dieser Weise zweigegliederte Darm beschreibt einen nach der Oralseite zu offenen, flachen Bogen und liegt mit seinem Endteil beinahe der Mundanlage an. Im Darm selbst zeigt sich, besonders an Schnitten, bald mehr, bald weniger deutlich eine feinfaserige Masse (Textfigur III). In späteren Stunden (38.—45. Stunde) trifft man diese Masse als annähernd kugelige Anhäufung nur auf den Vorderdarm beschränkt (Abb. 36^{20} a, 38^{40}, 45^{00} und Textfigur IV). Ob es sich hierbei um eine Ausscheidung der Entodermzellen handelt, kann ich nicht angeben. Möglicherweise ist die Bildung auch nur ein Kunstprodukt, entstanden durch Abheben und Aufballen einer bei der Konservierung geschädigten Flimmermembran, die ja den Darm im Leben auskleidet.

Die lateralen Aussackungen des Urdarmendes haben sich in den nächsten Stunden zu zwei Säckchen ausgezogen, die erst noch mit breitem Stiel dem Darm anhängen, sich weiterhin immer mehr abschnüren und in der 40. Stunde ganz vom Darm ablösen (Abb. 39^{20}). Von nun ab liegt beiderseits vom „Vorderdarm“ ein zelliges Bläschen von länglich-ovaler Gestalt und ebensolchem Lumen (Abb. 41^{00}b). Es sind dies die beiden Entero-Hydrocölsäckchen, von denen das linke von Anfang an etwas grösser ist. Bis zur 45. Stunde verändern sie ihre Form und Grösse nicht wesentlich. —

Wir sahen mit 34 Stunden den zweigliederigen Darm entstehen. Bald leitet sich eine neue Erscheinung ein. Mit der 36. Stunde be-

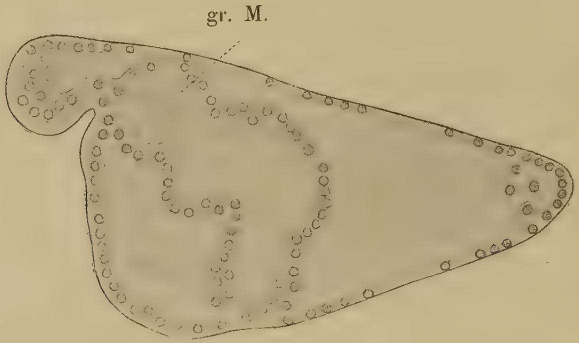


Fig. IV. Sagittalschnitt (annähernd median) durch eine Larve von 42 Std. gr. M. geronnene Masse.

ginnt sich der mittlere Teil des Darmes mehr bauchig aufzublähen und geht durch einen wenig veränderten, schmäleren Darmabschnitt in den Urmund über (Abb. 35^{20}a). In den Stunden 36—38 grenzt sich der Hinterdarm auf der Oralseite durch eine Knickung vom Mitteldarm ab, der inzwischen auch nach den Seiten zu mehr an Ausdehnung zugenommen hat (Abb. 36^{20}, 37^{40}, 38^{40}). Damit hat die Dreigliederung des Darmes begonnen. Die Mundanlage hat sich zu einer Mundgrube vertieft, und an diese legt sich das Urdarmende an. In der 40. Stunde verschärft sich die Knickung zwischen Mittel- und Enddarm, und es gewinnen diese beiden Darmabschnitte an Ausdehnung. Bald danach verwächst die Mundgrube mit dem Vorderdarm (Abb. 41^{00} a) und etwas später bildet sich in der Mitte dieser Verwachsung ein annähernd rundes Loch, die Mundöffnung des Pluteus (Abb. 42^{40}b).

Der Darm stellt sich uns nun in folgender Ausbildung dar. Am Boden einer trichterförmigen Grube, der Mundbucht, führt ein annähernd kreisrundes Loch, die Mundöffnung, in den rundlichen, etwas seitlich komprimierten Vorderdarm, der sich durch eine ringförmige Einschnürung von dem beträchtlich grösseren, etwa birnenförmigen Mitteldarm absetzt. Der schmälere Enddarm grenzt sich gegen den Mitteldarm hauptsächlich durch eine scharfe Knickung ab und führt mit seiner oval gestalteten Mündung, dem After (Urmund) nach aussen.

Messen wir die Strecke von der Mitte des Urmundes bis zur Mitte des Urdarmendes an unseren Larven von der 30.—43. Stunde, so sind diese Strecken zwar annähernd gleich, in Wirklichkeit aber hat der Darm während dieser Zeit beträchtlich an Länge und Breite zugenommen. Der ursprünglich flache Darmbogen hat sich in einen stark konvexen Bogen mit Biegungen und Knickungen verwandelt, weshalb auch das Grössenwachstum aus obiger Längenmessung nicht ersichtlich ist. Die Dicke der Darmwand hat nur unwesentlich abgenommen. Kernteilungen am Darm kamen während seiner Gliederung nur in beschränkter Zahl zu Beobachtung. Im Vorderdarm verbleibt jene früher erwähnte, anscheinend geronnene Masse.

III. Die Ausbildung der typischen Pluteusform.

Es ist schon oben besprochen worden, wie allmählich aus der „eckigen Gastrula“ sich die Gestalt des Pluteus entwickelt. Schon mit 35 Stunden war die muldenartige Oralwand eingefasst von einem trapezförmigen Band dicht gelagerter Kerne. Es bleibt noch übrig, auf dessen Entstehung genauer einzugehen.

Mit 30 Stunden beginnt die früher geschilderte Ausdehnung der Gastrulahinterwand, was dann späterhin zur Entstehung des Pluteusscheitels führt. Infolgedessen rücken auf der Hinterwand der Gastrula die Kerne immer weiter auseinander, die Wandung verdünnt sich allmählich (Abb. 32^{00}a). Im Gegensatz dazu behalten Akron und laterale Wandverdickungen ihre frühere Ausbildung bei, und die Dichtigkeit ihrer Kerne erfährt durch Teilungen eher noch eine Vermehrung. Dabei gewinnen Akron und Lateralverdickungen an Ausdehnung, begegnen sich und gehen allmählich ineinander über. Wenn nun die Oralwand sich muldenförmig ausbildet, verdünnt sich ihre Wandung, und es kommen ihre Kerne etwas weiter auseinander zu liegen. Auf diese Weise entsteht nun die Einfassung der Oralmulde von einer Zone dichter gelagerter Zellen, der Grundlage für die

spätere Wimperschnur (Abb. 33^{20}b, 39^{20}). An diesem Trapez unterscheidet man die einzelnen Seiten entsprechend ihrer Lage durch besondere Namen. Wir haben zwei lateral gelegene „Längssäume“ und zwei „Quersäume“. Von letzteren heisst der aus dem Akron hervorgegangene der „orale“, der andere auf der Afterseite gelegene der „anale Saum“, Namen, die von *Semon* (21) eingeführt worden sind.

Aus den Winkeln des Trapezes gehen von der 37. Stunde an die Arme des Pluteus hervor. Nach *Herbst* (10) sollen die sich stets vergrössernden und vorwärtsschiebenden Kalkstäbe des Skeletts auf bestimmte Stellen der Körperwand einen Reiz ausüben, wodurch diese Stellen zu einer regeren Zellenvermehrung veranlasst werden. Die Skelettspitze schiebt dann die wachsende Keimwand vor sich her und führt so zur Bildung der Arme.

An meinen Larven ist leider nichts vom Skelett erhalten. Besonders rege Teilungen der Kerne an den sich bildenden Armen konnten nicht beobachtet werden. Die Armbildung kann also ebenso wenig wie irgend einer der früheren Umbildungsvorgänge auf lokalisierte Zellenvermehrung zurückgeführt werden; sie muss im wesentlichen auf Zellenverschiebungen, beziehungsweise Formveränderung der Zellen beruhen.

Über die Einzelheiten der Armbildung sei folgendes gesagt. Von der 36. Stunde an beginnen sich an den Winkeln des Analsaumes mit den Längssäumen stumpfe, lappige Fortsätze auszubilden (Abb. 36^{20} a, b). Diese wachsen in den folgenden Stunden heran und sind mit 41 Stunden durch eine tiefe Bucht voneinander geschieden (Abb. 41^{00} a, b). Eine weniger tiefe Bucht scheidet diese „Analarme“ von dem oralen Saum. Erst nach 42 Stunden entwickeln sich auch an den Ecken des Oralsaumes lappige Fortsätze, die „Oralarme“. Mit 45 Stunden besitzt der Pluteus zwei lange Analarme, die unter sich und von den Oralarmen durch tiefe Buchten getrennt sind. Die Oralarme sind noch nicht sehr lang und haben nur eine seichte Bucht zwischen sich.

Über die Arme hinweg geht eine die ganze Oralmulde einfassende Zone dicht gelagerter Kerne; die zugehörigen im Leben mit Cilien besetzten Zellen stellen die „Wimperschnur“ dar. Anfangs ist diese noch nicht so scharf begrenzt (Abb. 36^{20}b). Allmählich aber hebt sie sich deutlicher an der Larve ab und ist an der 45 Stunden alten Larve besonders auf der Oralseite ziemlich scharf von der Nachbarschaft abgesetzt. Die Kerne in der Wimperschnur

liegen sehr dicht und sind nahezu kugelig. Konstant ist eine Anzahl derselben in Teilung begriffen, während das übrige Ektoderm und der Darm fast gar keine Mitosen aufweisen.

Der Scheitel des Pluteus hat zwei laterale stumpfe Ecken. Vorderwand und Hinterwand des Pluteus gehen hier in einer stumpfen Kante ineinander über. Die Wandung des Scheitels ist beträchtlich dicker als die seiner Umgebung. Demgemäss liegen die Kerne hier etwas dichter (Abb. 42^{40}b).

Während der Ausbildung des Pluteus hat der Keim beträchtlich an Grösse zugenommen. Die Entfernung von der Urmundmitte bis zur Mitte des Akrons bleibt von der 34. Stunde an ziemlich die gleiche und misst an der vergrösserten Zeichnung 8 cm. Anders bei den Entfernungen, wenn wir messen

a) vom Pluteusscheitel bis zum Akron (resp. Orallappen)

bei 34^{20} Stunden $9^1/_2$ cm
„ 42^{40} „ $13^1/_2$ cm

b) vom Pluteusscheitel bis zum Anallappen

bei 34^{20} Stunden $7^1/_4$ cm
„ 42^{40} „ $11^3/_4$ cm.

Nach der 43. Stunde wachsen die Plutei derartig, dass es nicht mehr möglich ist, bei der bisher angewandten Vergrösserung mit der Camera die Umrisse der Larve zu zeichnen, da deren Umfang das Gesichtsfeld des Mikroskopes überschreitet. Jedoch giebt ein Vergleich der bei schwächerer Vergrösserung gezeichneten Larven 42^{40}c und 45^{00} ein anschauliches Bild von der weiteren Grössenzunahme des Pluteus.

Die oben angeführten Daten zeigen deutlich das rapide Wachstum der Larven im Verlauf des Pluteusstadiums. Natürlich nehmen auch die Abstände zwischen den einzelnen Armen an Länge zu. Doch ist es kaum nötig, darüber genauere Angaben zu machen, da diese Erscheinungen schon genügend aus den Abbildungen ersichtlich sind.

D. Die Kernverhältnisse im Verlauf der Entwickelung.

Über die Kernverhältnisse in den successiven Entwickelungsstadien, namentlich was ihre Lagerung und Dichtigkeit anbelangt, wurde bereits bei Beschreibung der einzelnen Phasen der Entwickelung das Nötigste bemerkt. Hier sollen noch die Zahlen- und Grössenverhältnisse, sowie das Vorkommen von Teilungen etwas genauer besprochen werden.

Bei der Blastula von 10^{20} Stunden besitzen die Kerne der Blastodermzellen eine beträchtliche Grösse, so dass sie in der Ansicht von der Oberfläche nur von einem ziemlich unbeträchtlichen Protoplasmahof umgeben erscheinen. Was die Zahl der Kerne anbelangt, so lässt sich diese annähernd taxieren mit Hilfe der auf Seite 316/517 angegebenen Methode. Im vorliegenden Falle (10^{20} Stunden) wären bei der angewandten Vergrösserung die Kerne auf einer Kugelfläche verteilt, deren Radius etwa 3 cm ist. Daraus ergeben sich für die Kugel 113 qcm Fläche. In der Aufsicht konnte ich auf 4 qcm Fläche 30 Kerne zählen. Demgemäss wird die Blastula von 10^{20} Stunden etwa 840 Kerne enthalten, ein Befund, der den wirklichen Verhältnissen ziemlich nahe kommen dürfte. Nach *Drieschs* (9) Berechnung enthält die Blastula beim Eintritt der Bewimperung 808 Zellen. Von jenem Moment an würde dann die Kernzahl bis zur Blastula von 10^{20} Stunden um 32 zugenommen haben. Sind diese beiden Berechnungen annähernd richtig, so würde daraus hervorgehen, dass während dieser in meinem Material nicht enthaltenen Periode von unbekannter Dauer fast keine Zellteilungen vorkommen. Auch in den ersten mir zur Verfügung stehenden Stadien, von Stunde 10 an sind Teilungen relativ spärlich, um in der 12.—14. Stunde an Häufigkeit zuzunehmen. Dabei nehmen die Kerne unbedeutend an Grösse ab und sind jetzt in der Aufsicht betrachtet von einem etwas breiteren Hof von Protoplasmas umgeben.

Während der Mesenchymbildung (15., 16. Stunde) nehmen die Teilungen an Häufigkeit wieder ab. Berechnet man nach der angegebenen Methode die Kernzahl einer Larve von 16^{20} Stunden, so ergeben sich bei Annahme eines Kugelradius von 3,3 cm und einer Dichtigkeit von 33 Kernen auf 4 qcm Fläche etwa 1122 Kerne. Demnach hätte die Zellenzahl in sechs Stunden sich um circa 300 vermehrt.

Die Grösse der Kerne ist, wie ja beim Vorhandensein von Teilungen nicht anders zu erwarten, etwas schwankend. Doch lehrt ein Vergleich mit der 10^{20} Stunden-Blastula, dass die Kerngrösse im Durchschnitt beträchtlich abgenommen hat. Diese Abnahme kann, da ja bei weitem nicht alle Zellen der 10 Stunden-Blastula sich inzwischen geteilt haben, nur auf einer von der Teilung ganz unabhängigen Verkleinerung beruhen. Da die Kerne auf den früheren Stadien viel lockerer gebaut sind und sich weniger intensiv färben, wird man annehmen dürfen, dass die Verkleinerung durch Abgabe von Kernsaft bedingt ist.

In den nächsten Stunden (also während der Ordnung der Mesenchymzellen) ist wieder eine Zunahme der Mitosen bemerkbar, eine Periode, die mit 17 Stunden einsetzt und mit der 19. Stunde ihr Maximum erreicht. Nach der Schätzung auf Seite 317 besitzt die Blastula von 18^{20} Stunden etwa 1225 Kerne, was für die Zeit von zwei Stunden im Vergleich zur Larve von 16^{20} Stunden ein Plus von 103 Kernen bedeutet. Es ist dies also ungefähr der gleiche Prozensatz von Teilungen wie in der vorausgehenden sechsstündigen Periode.

Nach der 19. Stunde nimmt die Häufigkeit der Mitosen wieder ab und von der 21. Stunde an während des ganzen weiteren Entwickelungsverlaufes findet man an den Larven zwar noch immer Teilungen, jedoch nie in grösserer Anzahl.

Die Grösse der Kerne nimmt bis zur Larve von 22^{40} Stunden noch weiter ab, so dass das Volumen eines Kernes sich zu dem der Kerne in der 10^{20} Stunden-Blastula etwa wie 1:2,7 verhält. Von der 24. Stunde an bis zum Pluteus von 43 Stunden bleibt die Kerngrösse so gut wie gleich.

Besonders betonen möchte ich noch, dass alle Larven des gleichen Stadiums in ihrer Kerngrösse so gleichartig sind, dass die etwa vorhandenen Verschiedenheiten unter die Grenze der beim Messen und Zeichnen unvermeidlichen Fehler fallen.

Einer der Hauptgesichtspunkte für die Arbeit war der gewesen, ob sich bestimmte Beziehungen der Zellteilungen zur Bildung der Primitivorgane nachweisen lassen, derart, dass vielleicht an Zonen, welche zur Einfaltung oder Wucherung bestimmt sind, eine besonders reichliche Teilung stattfindet. Das Resultat ist ein gänzlich negatives. Abgesehen davon, dass mit der Ausbildung der Wimperschnur eine etwas regere Teilung in der betreffenden Larvenzone verbunden ist, lässt sich zwischen Zellteilung und Organbildung keinerlei direkte Beziehung erkennen. Und selbst für die Perioden regerer und weniger reger Teilung an den jüngeren Larven ist es fraglich, ob sie gesetzmässig sind, d. h. für alle Zuchten verschiedener Eltertiere sich bestätigen würden.

Das Resultat, dass die Organbildung in keiner direkten Beziehung zur Zellteilung steht, liefert eine gewisse Ergänzung zu den experimentellen Befunden von *Morgan* (17) *Driesch* (9) und *Boveri* (23), welche zeigen, dass der Seeigelembryo das gleiche Entwickelungsstadium mit ganz verschiedener Zellenzahl und speziell nach einer verschiedenen Zahl von Teilungsschritten *(Boveri)* erreichen kann.

Litteraturverzeichnis.

1. Boveri, Th., Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Band XIV. H. 4. 1901.
2. Derselbe, Über den Einfluss der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. Entw.-Mech. XVI. 1903.
3. Bronns Klassen und Ordnungen, II. Band. III. Abt. 1902.
4. Driesch, H., Analytische Theorie der organischen Entwicklung 1904.
5. Derselbe, Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtub. Arch. Entw.-Mech. III. 1896.
6. Derselbe, Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. Entw.-Mech. II. 1895.
7. Derselbe, Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwicklung der Echinodermen. Arch. Entw.-Mech. IV. 1897.
8. Derselbe, Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeims. Arch. Entw.-Mech. XIV. 1902.
9. Derselbe, Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeims. l. c. 1902.
10. Herbst, C., Experimentelle Untersuchungen, I. Teil: Versuche an Seeigeleiern. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 55. 1893.
11. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen, II. Teil: Mitt. d. Station zu Neapel XI. 1895.
12. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen, III., IV., V., VI. Teil. Arch. Entw.-Mech. II. 1896.
13. Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte 1890.
14. Korschelt, E., Zur Bildung des mittleren Keimblattes bei den Echinodermen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie etc. Bd. IV. 1889.
15. Mac Bride, Notes on the continuity of Mesenchyme cells in Echinid Larvae. Proc. Phil. Soc. Cambridge V. 49.
16. Metschnikoff, E., Vergleichend-embryologische Studien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
17. Morgan, T. H., Studies of the „Partial“ Larvae of Sphaerechinus. Arch. Entw.-Mech. II. 1896.
18. Derselbe, The Gastrulation of the Partial Embryos of Sphaerechinus. Arch. Entw.-Mech. XVI. 1903.

19. Rhumbler, L., Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges. Arch. Entw.-Mech. XIV. 1902.
20. Selenka, E., Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 33. 1880.
21. Semon, R., Zur Morphologie der bilateralen Wimperschnüre der Echinodermenlarven. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1891. Bd. 25. N. F. Bd. 18.
22. Ziegler, H., Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1896.
23. Boveri, Th., Über mehrpolige Mitosen. Verh. d. Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXXV. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen.

K. d. Bl. Kerne der Blastodermzellen.
pr. Mes. primäres Mesenchym.
Akr. Akron.
K. d. Ekt. Kerne des Ektoderms.
K. d. D. Kerne des Darmes.
Ent. Entoderm.
Sch. Scheitel.
Wps. Wimperschnur.

Die Abbildungen wurden mit der Camera gezeichnet unter Anwendung von *Zeiss'* homogener Immersion Apochr. 2,0 mm Apert. 1,30. Zur Wiedergabe auf den Tafeln wurden die Figuren um $^1/_4$ verkleinert. Die Nummern der Figuren geben zugleich das Alter der Larven nach Stunden und Minuten an.

Fig. 10^{20} a. Optischer Längenschnitt. K. d. Bl. Kerne der Blastodermzellen in der Aufsicht gezeichnet.

Fig. 10^{20} b. Teil eines Paraffinschnittes.

Fig. 13. Vegetative Hälfte einer Blastula nach einem Paraffinschnitt. Bildung der Platte des primären Mesenchyms.

Fig. 14^{00} a. Kerne und Mitosen am Blastoderm. Akron am animalen Pol, Mesenchymplatte am vegetativen Pol.

Fig. 14^{00} b. Optischer Längsschnitt. Akron und Mesenchymplatte.

Fig. 14^{40} a, b. Paraffinschnitte. Mesenchymbildung.

Fig. 15^{00} a. Optischer Längsschnitt. Mesenchymbildung beendet.

Fig. 15^{00} b. Optischer Äquatorialschnitt. Ansicht des Mesenchyms vom Akron.

Fig. 16^{20} a. Optischer Längsschnitt. K. d. Bl. Kerne des Blastoderms. pr. Mes. primäres Mesenchym.

Fig. 16^{20} b. Optischer Äquatorialschnitt. Die Mesenchymzellen rücken weiter von einander.

Fig. 18^{00} a. Optischer Längsschnitt. Mitosen am Blastoderm.

Fig. 18^{00} b. Optischer Äquatorialschnitt. Die Mesenchymzellen rücken weiter an die Peripherie und sammeln sich etwas zahlreicher an zwei seitlichen Wandverdickungen an. In der Mitte des Bildes eine Zellenplatte mit leichter Trübung und ziemlich scharfem Umriss am vegetativen Pol.

Fig. 18^{00} c. Optischer Längsschnitt. K. d. Bl. Kerne und Mitosen des Blastoderms.

Fig. 18^{20}. Optischer Längsschnitt. Die Zellenplatte am vegetativen Pol mit ihrer Trübung.

Fig. 18^{40}. Optischer Äquatorialschnitt. Die Zellenplatte am vegetativen Pol in polarer Ansicht.

Fig. 19^{00}. Beginn der Invagination. Die Mesenchymzellen sind in der Ordnung begriffen. Optischer Längsschnitt.

Fig. 19^{40} a. Optischer Frontalschnitt. Das primäre Mesenchym zeigt bilaterale Anordnung.

Fig. 19^{40} b. Optischer Äquatorialschnitt. Das Mesenchym fast fertig geordnet. Seine Zellen besonders zahlreich an zwei lateralen Wandverdickungen (lat. Wv.) angehäuft. V. W. Vorderwand des Keims. H. W. Hinterwand des Keims. In der Mitte Entoderm.

Fig. 20^{00}. Invagination der Zellenplatte am vegetativen Pol. Optischer Längsschnitt. Rg. F. Ringfurche. Die punktierte Linie von der Ringfurche aus grenzt den späteren Urdarmboden von der späteren Seitenwand des Darmes ab.

Fig. 21^{00} a. Optischer Längsschnitt. Urdarmbildung. Seitenansicht. V. W. Vorderwand. H. W. Hinterwand.

Fig. 21^{00} b. Frontalansicht der jungen Gastrula.

Fig. 21^{00} c. Polansicht. lat. Wv. laterale Wandverdickung. Ent. Entoderm. V. W. Vorderwand. H. W. Hinterwand.

Fig. 22^{00}. Seitenansicht der jungen Gastrula.

Fig. 22^{40} a. Seitenansicht der Gastrula. Der Darm wächst nach der Hinterwand zu.

Fig. 22^{40} b. Seitenansicht der Gastrula. Bildung des sekundären Mesenchyms.

Fig. 24^{00} d. Gastrula in Seitenansicht. Minimum an Ausdehnung.

Fig. 24^{40} a. Gastrula in Seitenansicht.

Fig. 24^{40} b. Frontalansicht der Gastrula. Bildung des sekundären Mesenchyms.

Fig. 25^{20}. Seitenansicht der Gastrula. sec. Mes. sekundäres Mesenchym.

Fig. 26^{00} a. Seitenansicht der Gastrula.

Fig. 26^{00} b. Optischer Äquatorialschnitt. Bildung des sekundären Mesenchyms. E. d. D. Blindes Urdarmende in Aufsicht. lat. Wv. laterale Wandverdickung.

Fig. 26^{40}. Seitenansicht. Aufrichtung des Darmes.

Fig. 28^{00}. Seitenansicht. Das Darmende krümmt sich nach der Vorderwand zu.

Fig. 29^{40}. Seitenansicht. Wendung des Darmes.

Fig. 32^{00} a. Seitenansicht. Wendung des Darmes. Manl. Mundanlage.

Fig. 32^{00} b. Frontalansicht.

Fig. 33^{20} a. Seitenansicht. Manl. Mundanlage.

Fig. 33^{20} b. Frontalansicht. Ent.-Hydr. Bildung der Entero-Hydrocoelblasen.

Fig. 35^{20} a. Seitenansicht. Zweigliedriger Darm. Sch. Scheitel.

Fig. 35^{20} b. Ansicht eines jungen Pluteus von der oralen Seite der Scheitelwand. Sch. Scheitel. Wps. Wimperschnur.

Fig. 36^{20} a. Seitenansicht eines jungen Pluteus. gr. M. geronnene Masse. Anall. Anallappen oben.

Fig. 38^{40}. Pluteus von der Seite gesehen. Dreigliederiger Darm. Vdd. Vorderdarm. Md. Mitteldarm. Endd. Enddarm. gr. M. geronnene Masse.

Fig. 39^{20}. Blick auf die Oralbucht eines Pluteus. or. Wpsm. oraler Wimpersaum. lat. Wpsm. lateraler Wimpersaum. an. Wpsm. analer Wimpersaum.

Fig. 41^{00} a. Pluteus in Seitenansicht. K. d. Wps. Kernteilungen in der Wimperschnur.

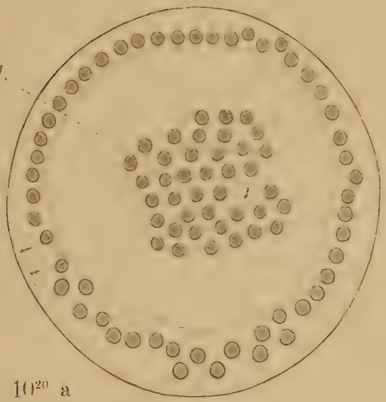
Fig. 41^{00} b. Pluteus, von der oralen Seite der Scheitelwand gesehen. Mö. Mundöffnung. Orall. Orallappen.

Fig. 42^{40} a. Pluteus von der Seite. K. d. Sch. Kerne der Scheitelwand.

Fig. 42^{40} b. Pluteus von der Analseite. K. d. Wps. Kerne der Wimperschnur.

Fig. 42^{40} c. Pluteus von der oralen Seite der Scheitelwand. Bei weniger starker Vergrösserung gezeichnet. Aft. After.

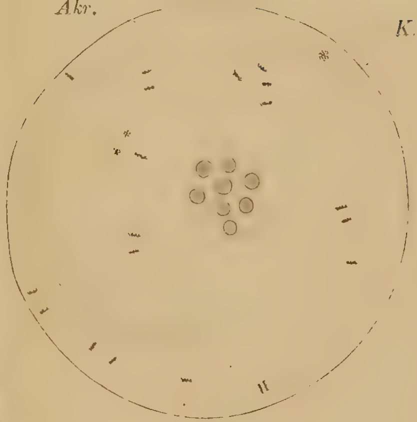
Fig. 45^{00}. Pluteus von der Analseite. Bei weniger starker Vergrösserung gezeichnet.



10^{20} a

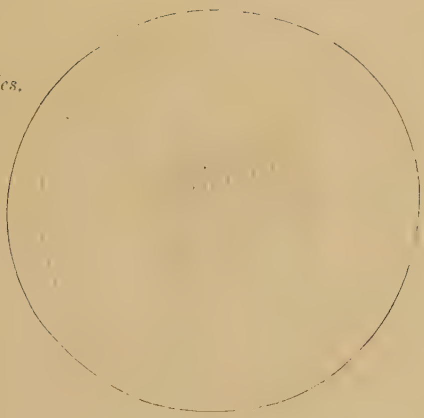
10^{20} b

13^{00}



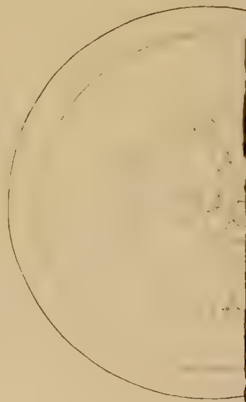
14^{00} a

K. d.



15^{40} b

16^{20} a



16^{20} b

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin.

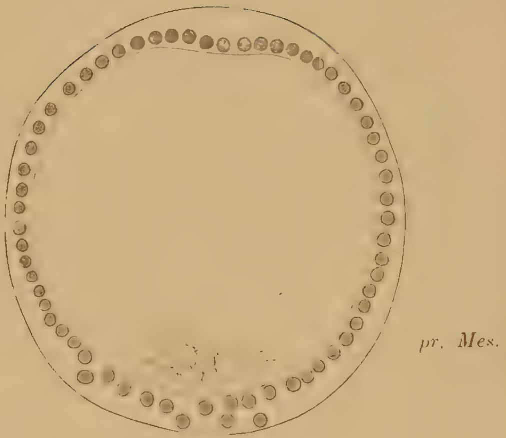
Zur Kenntnis der Larvenentwickl

v

Dr. Herma

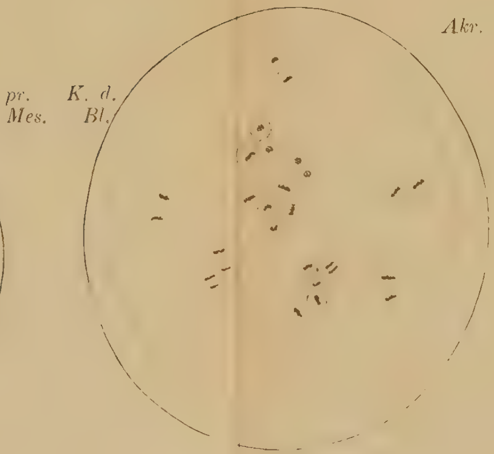
14^{00} b

14^{40} a

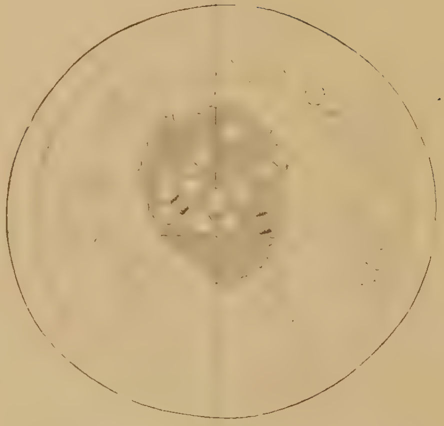


15^{40} a

14^{40} b



18^{00} a



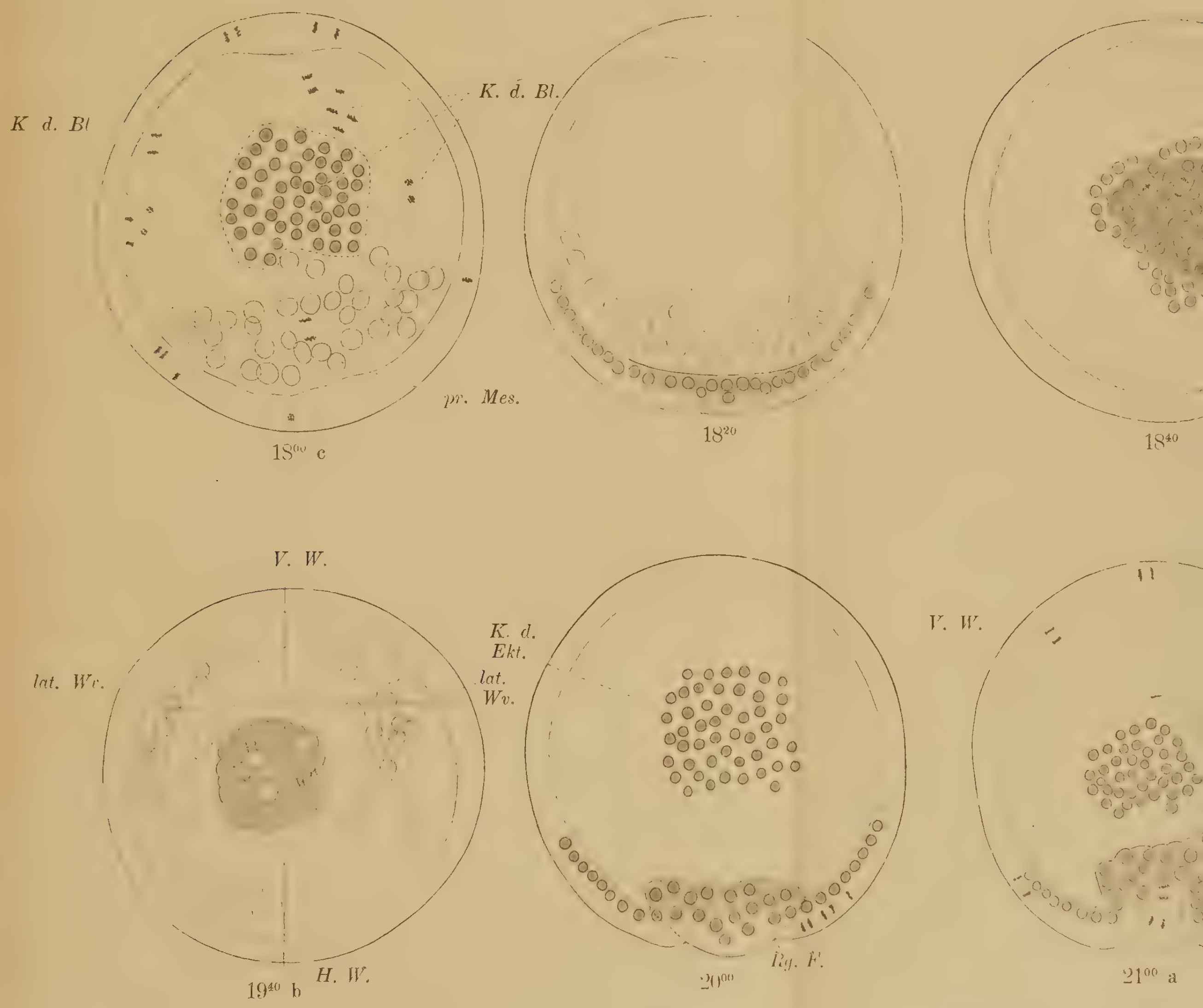
18^{00} b

A. Stubers Verlag (C. Kabitzsch), Würzburg.

ng von Echinus microtuberculatus

n

n Schmidt.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin.

Zur Kenntnis der Larvenentwicklu

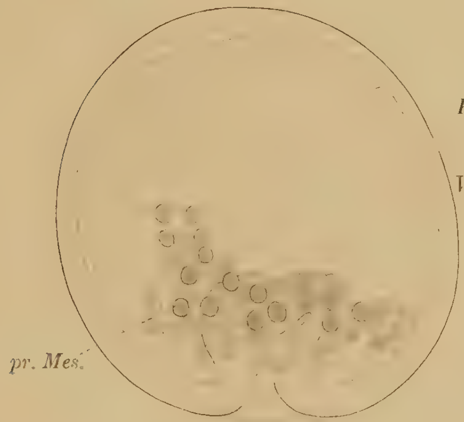
vo

Dr. Herman

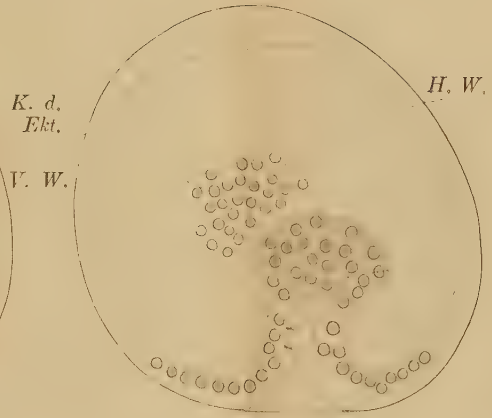
A. Stubers Verlag (C. Kabitzsch), Würzburg.

ıg von Echinus microtuberculatus

ı Schmidt.

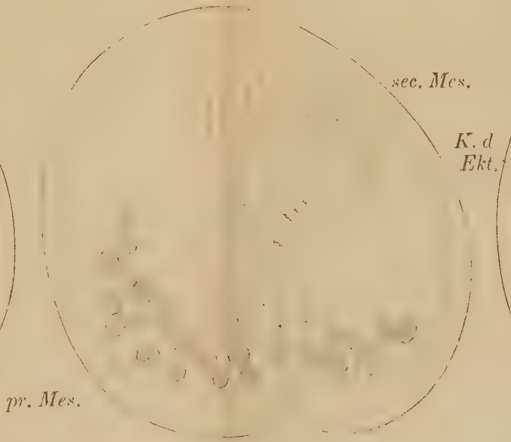


22^{00}

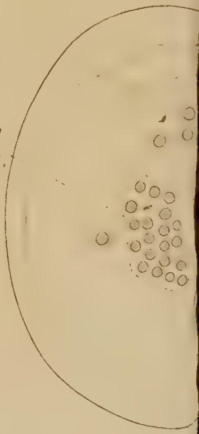


22^{40} a

24^{40} b



25^{20}

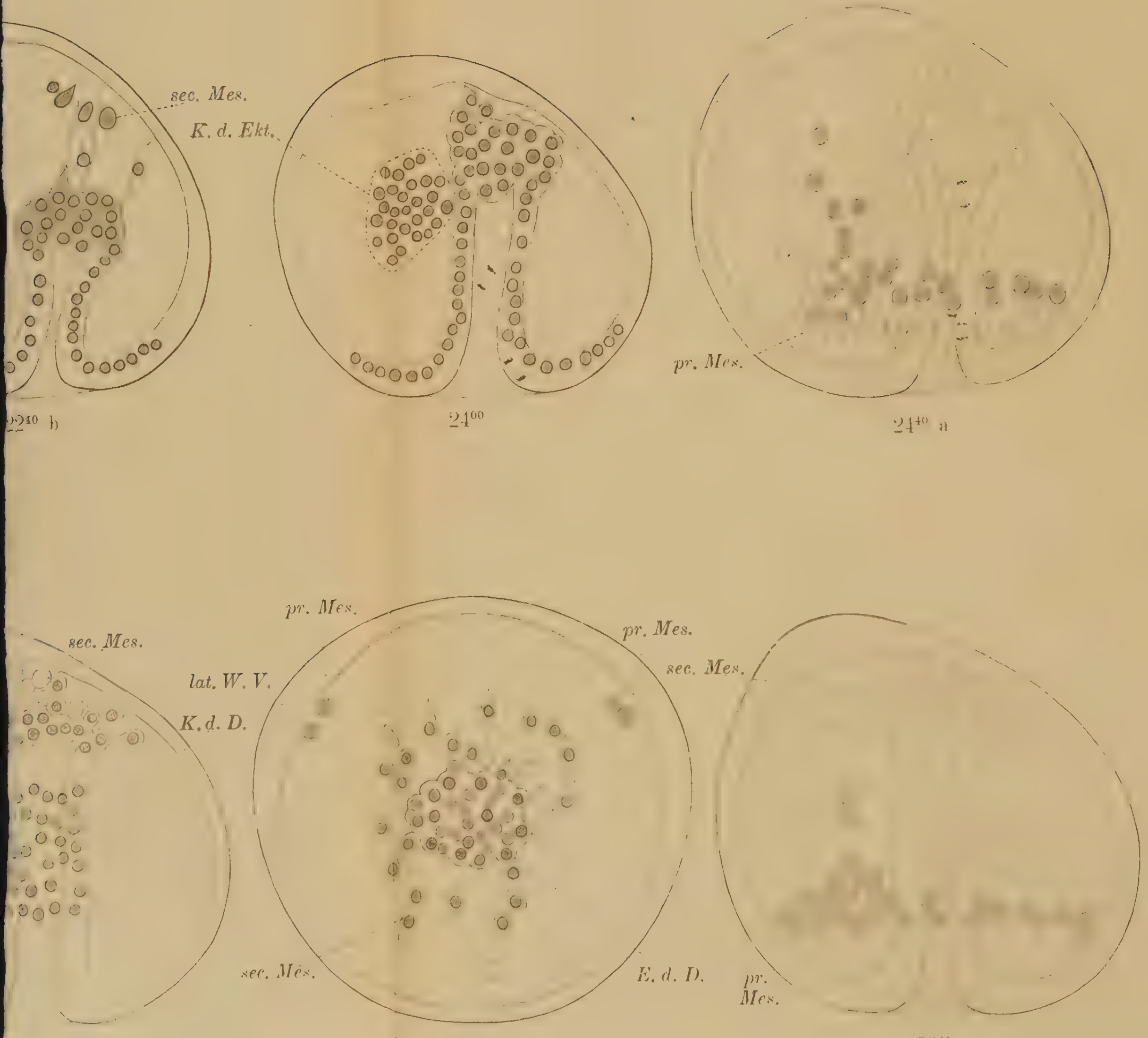


2

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin.

Zur Kenntnis der Larvenentwick

Dr. Herm

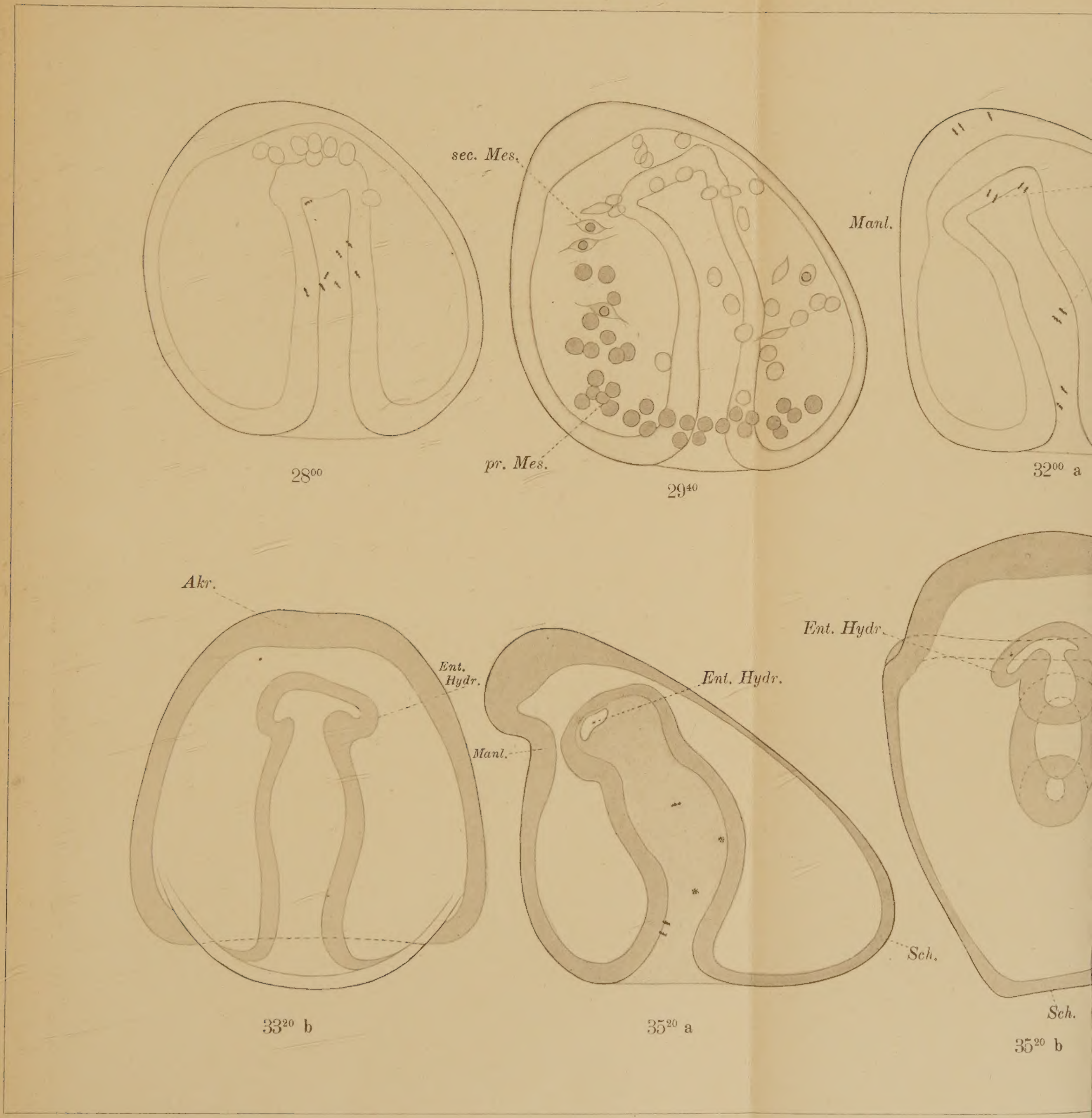


A. Stubers Verlag (C. Kabitzsch), Würzburg.

lung von Echinus microtuberculatus

von

ann Schmidt.

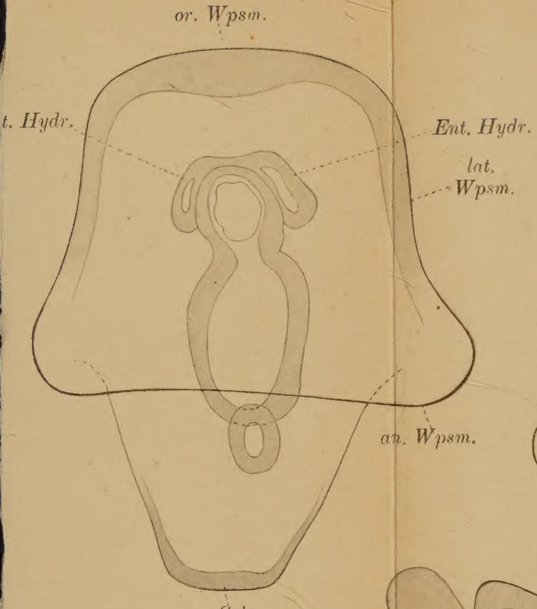


Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin.

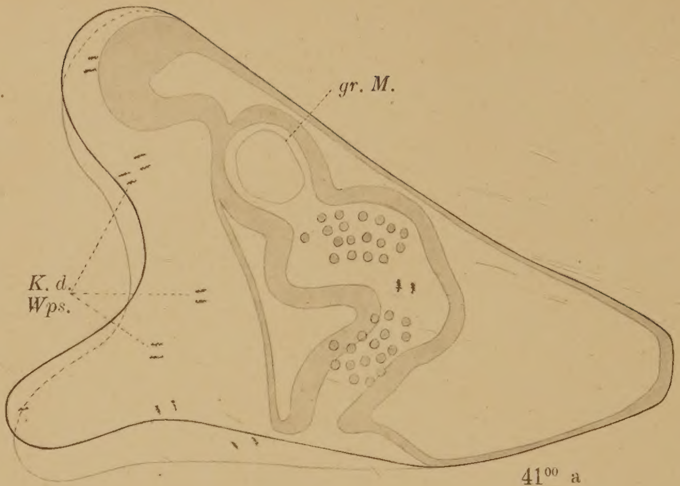
Zur Kenntnis der Larvenentwickl

v

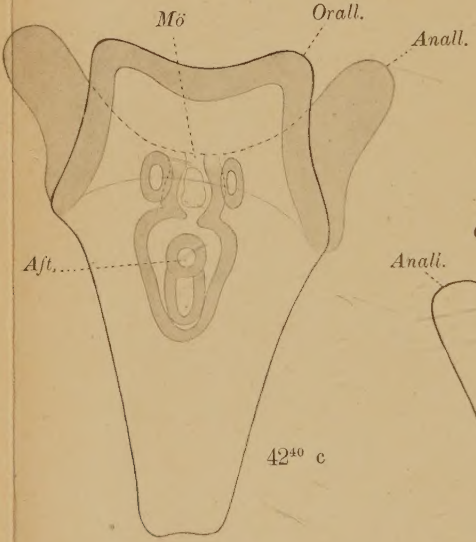
Dr. Herma



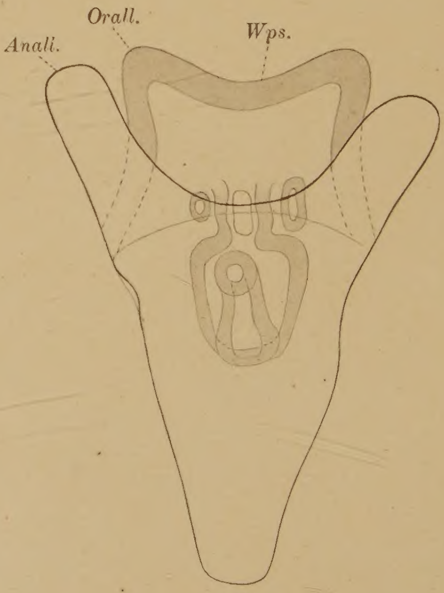
39^{20}



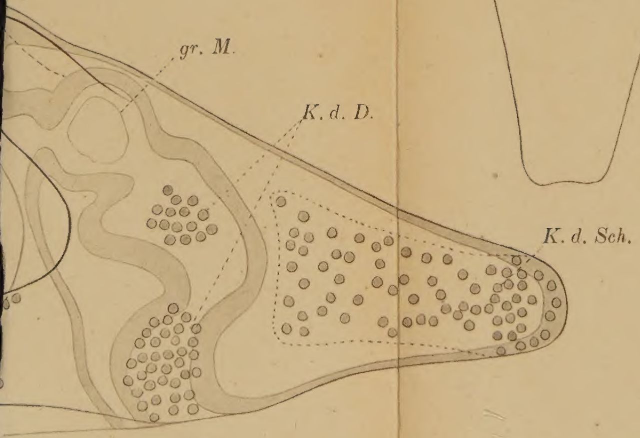
41^{00} a



42^{40} c



45^{00}



42^{40} b

A. Stubers Verlag (C. Kabitzsch), Würzburg

g von Echinus microtuberculatus

Schmidt

Lebenslauf.

Ich, *Hermann Schmidt*, evangelisch, Sohn des Gutsbesitzers *Schmidt* zu Giersdorf im Riesengebirge, bin geboren am 27. November 1879 zu Crossen a/Oder. Von meinem siebenten Lebensjahre an besuchte ich die städtische Schule zu Crossen a/Oder, später die Knabenschule zu Lüben, Schlesien. Von Ostern 1892 an war ich Schüler des kgl. Gymnasiums zu Hirschberg in Schlesien und verliess diese Anstalt Ostern 1897 mit dem Zeugnis der Reife für Prima. Von Ostern 1897 bis Ostern 1900 widmete ich mich an der Universität Breslau dem Studium der Zahnheilkunde und bestand im Sommer-Semester 1900 in Breslau die zahnärztliche Staatsprüfung. Seit Winter-Semester 1900/01 treibe ich naturwissenschaftliche Studien und beschäftige mich im speziellen mit Zoologie, ausserdem mit Botanik und Geologie. Zum Zweck dieser Studien hielt ich mich ein Semester an der Universität Breslau, fünf Semester an der Universität Würzburg auf.

Während meiner Studienzeit nahm ich an den Vorlesungen, Praktika und Kliniken folgender Herren Professoren und Dozenten teil: in Breslau: *Born*, *Buchwald*, *Franz*, *Frech*, *Kionka*, *Kükenthal*, *von Mikulicz-Radetzky*, *Neisser*, *C. Partsch*, *Peter*, *Pax*, *Riegner*, *Riesenfeld*, *Rohde*, *Sachs*, *Volz*; in Würzburg: *Beckenkamp*, *Boveri*, *Braus*, *von Koelliker*, *Kraus*, *Schell*, *Spemann*.

Allen meinen Lehrern sage ich herzlichen Dank.